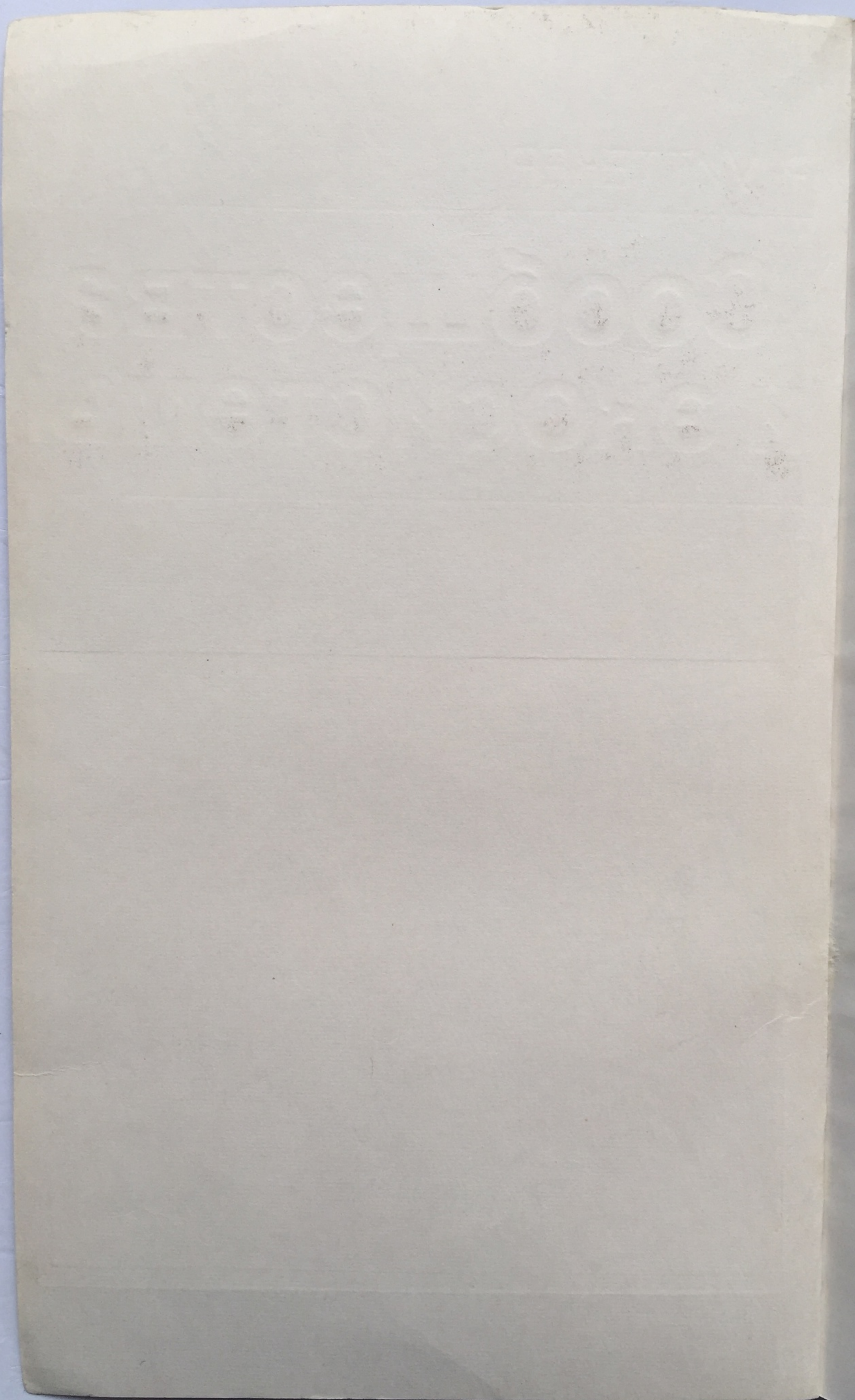


Р. УИТТЕКЕР

Сообщества и экосистемы

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ПРОГРЕСС» МОСКВА





ROBERT H. WHITTAKER

Cornell University

Communities and Ecosystems

Second Edition



McGraw-Hill Publishing Co., Inc.
New York 1975

ROBERT H. WHITTAKER

Cornell University

Communities and Ecosystems

Second Edition

Macmillan Publishing Co., Inc.
New York 1975

Р. УИТТЕКЕР

Сообщества и экосистемы

Сокращенный перевод с английского Б. М. МИРКИНА
и Г. С. РОЗЕНБЕРГА

Редакция и предисловие Т. А. РАБОТНОВА

Москва
Издательство «Прогресс»
1980

Редактор Бабинцева Л. Б.

Роберт Хардинг Уиттекер (профессор университета в Итаке, США) принадлежит к числу наиболее известных экологов мира. Его книга «Сообщества и экосистемы», выдержавшая за рубежом уже два издания, представляет собой общее руководство по исследованию экологических проблем. Работа Р. Х. Уиттекера отличается от аналогичных публикаций тем, что написана ботаником, и поэтому проблемы экологии охарактеризованы в ней на основе изучения растительных сообществ. Основное внимание автора привлекли следующие вопросы: стабильность популяций, структура, состав и продуктивность сообществ, сообщество и среда, баланс веществ в экосистемах.

Книга насыщена новым фактическим материалом, в ней много ценных и оригинальных идей, имеющих общебиологическое значение, она дает четкое представление о современном состоянии и успехах экологии. Текст хорошо иллюстрирован.

Книга будет полезна и специалистам, и начинающим исследователям. Может быть использована в качестве учебного пособия.

Редакция литературы по географии

© Robert H. Whittaker, 1975

© Перевод на русский язык, предисловие и примечания,
«Прогресс», 1980

У $\frac{20901-937}{006(01)-80}$ 50-51-80

2001050000

Оглавление

Предисловие к русскому изданию	5
Глава 1. Введение	9
Глава 2. Популяции	13
Описание некоторых популяций	13
Рост популяции	23
Конкуренция и чрезмерная плотность	29
Хищничество	38
Симбиоз	49
Устойчивость сообщества	56
Резюме	68
Глава 3. Структура и видовой состав сообщества	70
Формы роста и жизненные формы	70
Вертикальная структура	74
Горизонтальная структура	77
Временные зависимости	83
Дифференциация ниш	88
Пространство ниши	93
Значимость видов	99
Видовое разнообразие	107
Резюме	119
Глава 4. Сообщества и условия среды	121
Распределение видов по градиентам среды	122
Закономерности пространственного размещения сообществ	130
Классификация сообществ	139
Типы биомов	148
Основные экоклина	165
Адаптации сообществ	172
Сукцессии	176
Климакс	185
Резюме	191
Глава 5. Продукция	194
Измерение продукции	194
Продуктивность суши	204
Продуктивность морей	211
Пирамиды и эффективность	219

	Детрит и редуценты	225
	Биосфера	231
	Резюме	240
Г л а в а 6.	Круговорот питательных веществ	243
	Фосфор в аквариуме и озерах	243
	Питательные вещества в лесу	251
	Аллелохимические воздействия	262
	Образование и классификация почв	272
	Почвы и питательные вещества	280
	Растительность и субстрат	289
	Водосборы	296
	Биогеохимия и океаны	303
	Резюме	313
Г л а в а 7.	Заключение	315
	Эволюция сообществ	315

Предисловие к русскому изданию

За последние годы в США и странах Западной Европы опубликовано большое число книг по общей экологии. Авторами их были зоологи, реже участие в них принимали ботаники. Между тем если понимать общую экологию как учение об экосистемах, то особое значение приобретает рассмотрение растительного компонента, так как прежде всего автотрофные растения создают энергетику экосистем (биогеоценозов). Именно это положение полностью учтено в книге известного американского эколога Роберта Хардинга Уиттекера «Сообщества и экосистемы».

Р. Х. Уиттекер — биолог широкого профиля. Область его научных интересов чрезвычайно многогранна: проблемы классификации и ординации растительных сообществ, вопросы динамики и продуктивности растительности, циклы элементов минерального питания, экологические ниши, видовой состав фитоценозов и другие вопросы теории и практики экологии. Ему, в частности, принадлежит обоснование разделения организмов на пять царств: прокариоты, протисты, грибы, растения, животные. Эта система приводится в большинстве американских учебников по биологии.

Помимо растительности, Р. Х. Уиттекер изучал зоопланктон и насекомых. В его книге широко используются также данные по птицам и другим группам животных.

За последние 25 лет Р. Х. Уиттекером проведено большое число маршрутных и стационарных исследований. Обобщением их результатов в значительной степени и явилась книга «Сообщества и экосистемы»; кроме того, в ней нашел отражение многолетний опыт автора по преподаванию экологии в ряде университетов США.

Мы не станем раскрывать здесь содержание книги. Как и все написанное Р. Х. Уиттекером, она глубока и оригинальна. Остановимся лишь на нескольких наиболее существенных моментах.

При изучении растительности в США Р. Х. Уиттекером был применен градиентный анализ, ранее обоснованный советским ученым Л. Г. Раменским. Это позволило Р. Х. Уиттекеру прийти к выводу о непрерывности растительного покрова и об экологической индивидуальности видов растений.

Исследование растительности области Грейт-Смоки-Маунтинс определило направление ряда последующих работ Р. Х. Уиттекера по применению градиентного анализа и ординации вместо принципа классификации растительности.

Однако в позднейших публикациях Р. Х. Уиттекер пришел к выводу, что градиентный анализ и классификация, являясь альтернативной абстракцией того, что наблюдается в природе, не исключают их совместного использования. Наоборот, совместное их применение повышает эффективность каждого из них. К аналогичному выводу приходят и некоторые из сторонников классификационного принципа. Такое положение можно приветствовать.

Результаты разнообразного использования градиентного анализа нашли отражение и в книге «Сообщества и экосистемы».

В противовес теории моноклимакса Клементса автором обосновано представление о «мозаичном климаксе», что, по сути дела, можно рассматривать как уточнение положения о поликлимаксе.

Р. Х. Уиттекер предпринимает попытку синтезировать ботанические и зоологические наблюдения и принципы в единое учение о биологической популяции. Это автору во многом удалось, причем он не перегружает текст математическими выкладками, использует наиболее простые математические модели и излагает результаты на понятном для всех биологов языке.

Рассматривая связь разнообразия, сложности и стабильности сообществ, Р. Х. Уиттекер приходит к выводу: не всякое сложное многовидовое сообщество является стабильным. Подробно обсуждает автор концепцию экологической ниши, которая широко используется зоологами, но мало известна ботаникам.

Большой интерес представляют взгляды Р. Х. Уиттекера на эволюцию видов растений. Он дает свое оригинальное определение сообщества — как системы взаимодействующих, дифференцированных по экологическим нишам, частично конкурирующих друг с другом видов. Виды, входящие в состав одного и того же сообщества, эволюционировали в направлении дифференциации их экологических ниш. Виды же, входящие в состав различных ценозов, размещенных в пределах какого-либо градиента, эволюционировали в направлении большего рассеяния центров расположения их популяций вдоль градиента.

В то же время с некоторыми положениями Р. Х. Уиттекера, по нашему мнению, нельзя согласиться. К ним, в частности, следует отнести трактовку им биосферы не как биокосной поверхностной оболочки Земли, а лишь как совокупности организмов, населяющих нашу планету.

Нельзя также считать правильным понимание автором экотопа как «отношение вида ко всему диапазону условий среды, влияющих на него, включая и интенсивные, или внутривидовые, факторы, которые определяют его нишу, и экстенсивные, или межвидовые, факторы, определяющие его местообитание». Приоритетной является трактовка экотопа как косной среды биогеоценозов, обоснованная Г. Н. Высоцким, Л. Г. Раменским и В. Н. Сукачевым.

Р. Х. Уиттекер — один из немногих, если не единственный, из числа крупных фитоценологов, кто признает большое значение аллелопатии для организации фитоценозов. Однако анализ литературы по этому вопросу дает основание для вывода о том, что аллелопатическое воздействие одних растений на другие проявляется в основном среди эволюционно не сопряженных видов и что более редко оно входит в эволюционно возникшую стратегию жизни вида.

Книга Р. Х. Уиттекера печатается с некоторыми сокращениями.

Книга написана в форме учебного руководства по экологии, что не привело, однако, к излишней популярности и схематичности изложения. Умеренное число примеров дает возможность сосредоточить основное внимание на принципиальных положениях и обсуждении проблем. По этой причине книга может служить также ценным справочником для всех, кто занимается вопросами экологии.

Особый интерес она может представить для преподавателей вузов, поскольку в настоящее время в учебные планы университетов и многих институтов вводится курс общей экологии. Этот курс рассматривается как научная основа мероприятий по охране окружающей среды.

Т. А. Работнов,
доктор биологических наук

Глава 1

Введение

На побережье Северной Калифорнии и Южного Орегона распространены уникальные гигантские секвойевые леса. Около 25 лет тому назад автор исследовал экологию этих лесов — их видовой состав, родство с другими типами леса, изменения в зависимости от расположения на местности и на климатическом градиенте в направлении от пояса туманов в глубь континента, эволюцию и связь с древними смешанными лесами, которые были распространены на континенте в третичный период, их количественные характеристики сравнительно с другими лесами. Секвойевый лес — *естественное сообщество*, состоящее из популяций растений, животных, бактерий и грибов, которые сосуществуют во взаимодействии с окружающей средой и друг с другом, формируя характерные живые системы со специфическим видовым составом, структурой, условиями среды, развитием и функцией. Секвойевый или дубовый лес, фрагмент прерии или пустыни — каждый из этих объектов может рассматриваться как сообщество, то есть как система организмов, живущих совместно и объединенных взаимными отношениями друг с другом и со средой их обитания.

В каждом случае сообщество находится в тесном взаимодействии с внешним миром: климат и почва влияют на сообщество и, наоборот, сообщество влияет на почву и формирует свой внутренний климат (или микроклимат); энергия и вещество поступают извне, позволяя сообществу выполнять свои жизненные функции и синтезировать вещество, которое перемещается от одного организма сообщества к другому и вновь возвращается в окружающую среду. Сообщество и его среда, рассматриваемые совместно как функциональная система, образующая единое целое и характеризующаяся присущими ей потоком энергии и круговоротом вещества, называется *экосистемой*. Так, секвойевый лес — это экосистема, которой свойствен ряд отличающих ее от других лесов признаков, таких, как структура, особенности адаптации к условиям морских побережий с их повышенно влажным климатом, собственный микроклимат, своеобразие в использовании солнечной энергии, высокая продуктивность, специфиче-

ские черты круговорота элементов минерального питания между почвой и организмами сообщества.

Сообщества открытого моря очень непохожи на сообщества секвойевого леса. Главное различие здесь — разница в размерах: сообщество приповерхностных вод океана, планктон, состоит из почти невидимых микроорганизмов. Планктон представляет собой полночленное сообщество зеленых растений, поедающих их животных, хищников, в свою очередь питающихся этими животными, бактерий и грибов. Все эти организмы находятся в воде во взвешенном состоянии и пассивно передвигаются по течению. Они связаны тесными химическими взаимодействиями с водной средой, поскольку вещества циркулируют из воды в организмы и вновь возвращаются в воду. Планктон вкупе со своим водным окружением также представляет экосистему. Без помощи микроскопа исследователь морской воды не сможет обнаружить присутствие в ней планктона, и тем не менее морской планктон — это наиболее широко распространенный тип природных сообществ планеты.

Территория, которую изучал автор в полосе секвойевых лесов, за последние 25 лет значительно изменилась. Раньше эти места были сравнительно отдаленными и мало использовались человеком: разработки леса были сосредоточены вдоль берега моря, их сменяли обширные пространства невырубленного леса и незаселенные, большей частью открытые участки побережья. Сегодня на этой площади сохранились лишь островки былых лесов, города стали крупнее, а использование территории человеком — во много раз интенсивнее. Произошли и другие экологические изменения: уменьшилось богатство и разнообразие жизни вдоль берега; сократился улов рыбы в прибрежных водах; упала численность популяций некоторых крупных хищных птиц на побережье; в долинах над городами, гораздо меньшими, чем Лос-Анджелес, время от времени появляется смог; численность сардин, которые составляли основное сырье для рыбной промышленности США и добывались целыми флотилиями кораблей на всем огромном пространстве от Аляски до Калифорнии, заметно уменьшилась. Чрезмерно большой улов рыбы, предпринимавшийся вопреки предостережениям биологов об опасности истощения популяции, приблизил вид к его исчезновению.

Тот, кто сегодня оказывается на взморье в вечерние часы, может видеть, как яркий свет машин, все возрастающим потоком бегущих по дорогам вдоль линии берега, контрастирует с мягко люминесцирующей линией прибоя, колышущиеся волны которого временами словно вспыхивают от присутствия в воде множества фосфоресцирующего планктона жгутиковых, несомненно более древних обитателей Земли,

чем секвойи. На морском побережье, где сконцентрировано много богатых и высокопродуктивных естественных сообществ и где человек сосредоточил значительную часть своей популяции, встречаются друг с другом не только естественные области суши и моря, но еще и две полярные между собой сферы: созданные человеком средства энергично развивающейся технологии использования окружающей среды и эволюционно древняя и легко уязвимая природная организация сообществ и экосистем.

Человек вынужден для удовлетворения своих потребностей использовать окружающую среду и продукцию сообществ, однако многие изменения, вызываемые деятельностью человека, приводят к непредвиденным последствиям, противоречащим его же интересам. Это обстоятельство сегодня привлекает внимание к фактам не только нежелательных изменений природных условий, но и изменений, затрагивающих непосредственно самого человека. Назрела неотложная необходимость целесообразного использования ресурсов окружающей среды на основе иных моделей, нежели те, которые применялись при организации промысла сардин в Тихом океане, где неконтролируемый лов рыбы привел к полному истощению ее запасов и где по этой причине требуется установить более строгие правила эксплуатации. Любой прогноз должен быть основан на понимании особенностей конкретных экосистем и всей мировой экосистемы, являющейся средой обитания человека.

Экология — область биологической науки, изучающая живые системы в их взаимодействии со средой их обитания. Экологи исследуют живые системы высших уровней биологической организации: отдельные организмы, популяции, социэты (группы особей одного вида), сообщества (системы популяций обычно многих видов) и экосистемы. Трудности и споры, возникающие при решении экологических задач, связаны со сложностью этих исследуемых органических систем, поскольку в них биологические процессы более низких уровней объединены с физическими и химическими процессами окружающей среды в явления, которые характерны для системы более высокого уровня организации и которые необходимо интерпретировать в терминах функции этой системы.

Поскольку объект исследования в экологии достаточно широк, удобно различать два основных раздела этой науки. Первый из них — *аутэкология* — изучает экологию отдельных организмов и популяций и в качестве подразделов включает физиологическую экологию, генетическую экологию, исследование поведения животных, изучение симбиозов и динамики популяций. (Направление по изучению отдельных популяций некоторые авторы называют *демэкологией*.) Эти подразделы в первую очередь дают возможность наблюдать развитие

отдельных видов во времени (но в случае симбиоза, а часто также в популяционной динамике — одновременно двух или нескольких видов). Второй раздел экологии занимается исследованием многовидовых систем — целых сообществ (или их главных частей) и экосистем. Эта область называется *синэкологией* в англоязычных странах и *биоценологией*, или *биосоциологией*, — во многих европейских странах. Она включает изучение наземных экосистем, биологических аспектов океанографии, лимнологии (изучение озер и рек), биогеохимии (исследование различных аспектов круговорота веществ в глобальных масштабах) и прикладных проблем использования и изменения экосистем человеком. Настоящая книга представляет собой введение в синэкологию. Рассмотрев популяционные процессы, мы продолжим далее разговор об отношении видов и сообществ к окружающей среде, о структуре сообществ, об энергетических функциях продуцирования сообществ и круговороте веществ при функционировании экосистем.

Второй раздел экологии — это изучение сообществ и экосистем. В нем рассматриваются вопросы взаимодействия видов, структуры сообществ, круговорота веществ и энергии, а также влияния человека на экосистемы. Этот раздел экологии тесно связан с другими разделами биологии, такими как генетика, физиология, анатомия и т.д. В настоящее время экология является одной из самых динамично развивающихся наук, что связано с возрастающим интересом к проблемам охраны окружающей среды и рационального использования природных ресурсов.

ВЗ
ТЫ
ИС
ЛО
ВЕР
ВОД
ba)
рас
нут
диа
ВОЗ
числ
ТИМ
ИСПО

Глава 2

Популяции

Начнем с простого примера. Если за популяциями видов в природных сообществах наблюдать из года в год, то они выглядят более или менее стабильными. Секвойевый лес вызывает ощущение не только обширности, но и вечности. Изменения деревьев секвойи от года к году почти незаметны, как незаметны и изменения небольших растений, произрастающих под пологом леса. Запись в течение двух лет подряд голосов певчих птиц в лесу в период размножения дает сходные результаты. Данные учетов мелких животных — обитателей лесной подстилки в основном сходны от одного лета к другому, хотя и наблюдаются изменения в зависимости от того, какая погода преобладала: влажная или сухая. Однако не следует преувеличивать стабильность природных популяций: даже секвойевый лес различается числом всходов, спонтанно развивающихся из года в год. Таким образом, правильнее говорить не просто о стабильности, а об *относительной* стабильности. Тем не менее возникает вопрос: как мы должны интерпретировать относительную стабильность многих видовых популяций во многих природных сообществах?

Описание некоторых популяций

Будет полезно рассмотреть этот вопрос более конкретно, взяв в качестве примеров четыре популяции растений и четыре — животных. Для описания этих популяций мы станем использовать здесь термин *плотность*, определяемый как число отдельных особей вида на единицу площади земной поверхности (или, в некоторых случаях, на единицу объема воды или экспериментальной культуры).

1. Подсчитано число деревьев дуба белого (*Quercus alba*) в спелом дубово-гикориевом лесу и определен их возраст путем подсчета годовичных колец в цилиндриках, вынутых специальным буром. Плотность равна 20,7 дерева с диаметром свыше 15 см на 1 га. Деревья сгруппированы в возрастные классы с 50-летним интервалом; распределение числа деревьев по этим классам показано на рис. 2-1. Обратим внимание на график справа, где для его построения использован логарифмический масштаб. Изменение численно-

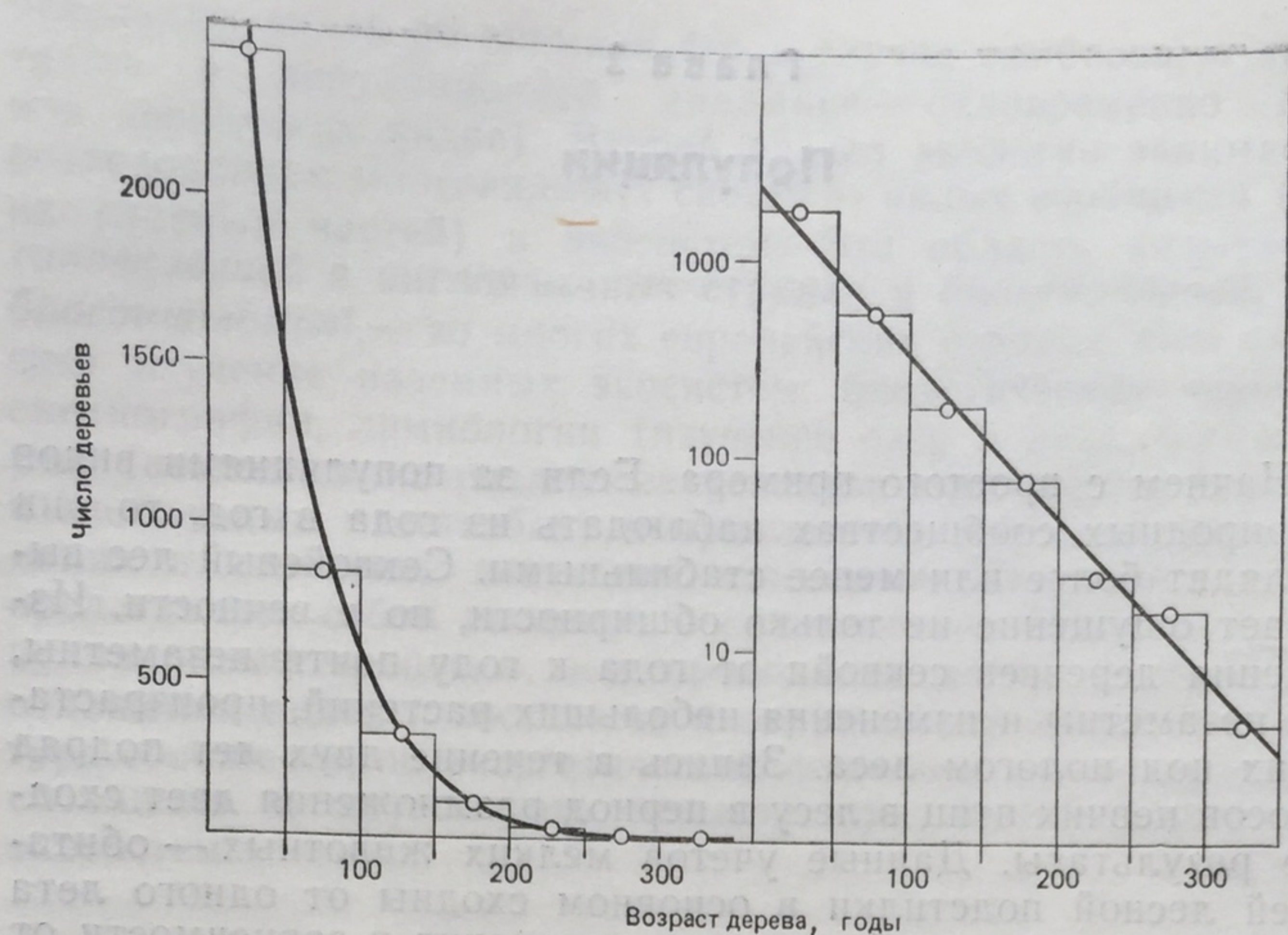


Рис. 2-1. Возрастной состав популяции дуба белого (*Quercus alba*) в спелом дубово-гикориевом лесу. Распределение числа деревьев по возрастным классам с 50-летним интервалом показывает уменьшение этого числа по мере перехода от молодых возрастов к старым. График в линейном масштабе (слева) представляет собой убывающую J-образную кривую возрастного состава. В логарифмическом масштабе (справа) распределение близко к прямой линии, что позволяет предполагать, что константная часть деревьев отмирает при переходе из одного возрастного класса в другой. Распределения получены по измерениям диаметров 1525 стволов деревьев на площади 74 га; интерпретация возрастных классов выполнена по меньшему объему данных (56 деревьев). (Данные R. S. Miller, «Illinois Nat. Hist. Surv. Bull.», 14, 1923, p. 8.)

сти деревьев с возрастом имеет вид прямой линии, которая отражает простой геометрический ряд. Эта прямая означает, что при переходе деревьев из каждого возрастного класса в последующий некоторая почти постоянная доля их (34%) будет отмирать. Доля особей, отмирающих в единицу времени, соотнесенная с численностью данной популяции или данного возрастного класса, называется *смертностью*. Смертность дуба белого равна 34% за 50 лет, или $0,34/5 =$ около 0,07 за десятилетие. Можно представить непрерывный временной ряд смены деревьев: так, первая возрастная группа (1—50 лет), возникшая в результате возобновления, теряет 34% особей в течение полувека, то есть того времени, которое необходимо для роста деревьев перед переходом их во вторую возрастную группу (51—100 лет), где вновь происходит потеря 34% особей, а оставшиеся переходят в третью группу и т. д., и так до тех пор, пока все особи не по-

гибают в возрасте около 400 лет. Тем временем другие возрастные группы следуют за ними тем же порядком. Заметим, что в каждом 50-летнем интервале число новых особей, которые добавляются к первой возрастной группе, равно числу погибших особей во всех группах от первой до последней, что число особей, добавляющихся ко второй группе, равно числу погибших особей из всех групп от второй до последней и т. д. Таким образом, получается довольно постоянный «поток» особей, протекающий через возрастные классы и через популяцию в целом. Тот факт, что некоторые интервалы дают не вполне совершенную кривую, свидетельствует о том, что в каждой относительно стабильной популяции происходят некоторые флуктуации в скоростях рождения и смерти, сопровождаемые последующими флуктуациями плотности вокруг среднего значения. Вполне вероятно, что и некоторые зрелые популяции секвойи, если мы будем оперировать вековыми классами возраста, обнаружат возрастную структуру, сходную с представленной на рис. 2-1. С другой стороны, многие леса (включая многие дубовые и секвойевые леса) не имеют возрастной структуры, которая могла бы быть описана геометрическим рядом.

2. В северной части Северной Америки и Евразии распространены еловые и пихтовые леса. В некоторых районах, например на севере Аппалачских гор, развитие этих лесов связано с периодическими штормовыми ветровалами. Места катастрофы заселяют ели вида *Picea rubens*. В молодом возрасте деревья менее подвержены воздействию ветра, но по мере роста и увеличения высоты деревьев часть их погибает в результате чрезмерной густоты древостоя. Возникает густой спелый лес, в котором могут произрастать лишь немногие молодые деревья, и этот лес рано или поздно погибает во время бури. Затем место временно занимают другие растения, среди которых появляется самосев ели. Эти деревья вновь могут стать спелым лесом, который будет уничтожен при буреломе спустя два столетия. Такие популяции поддерживают себя не за счет непрерывной репродукции, а «пульсирующе»: после взрывоподобного возобновления следует период роста и спелости, когда число деревьев более или менее постоянно. Мы можем считать, что такая популяция развивается периодически или циклично, но с той оговоркой, что эта периодичность не является таковой в прямом смысле этого слова: она не имеет постоянных временных интервалов от одного всплеска возобновления к другому.

3. Доминирующими растениями прерии являются злаки, которые по сравнению с большинством деревьев в более значительной степени испытывают влияние флуктуаций климата от года к году. В смешанных злаковых прериях штата Не-

браска в засушливые 1932—1939 годы наблюдалось уменьшение доли популяции бородача веничного (*Andropogon scoparius*) от 50 до 1% покрытия. Другие виды трав, лучше приспособленные к засухе, частично замещали этот вид, однако общее покрытие трав в прерии за время засухи уменьшилось с 61 до 17%. Некоторые растения бородача веничного в этот период выжили, и, когда наступили годы с большим количеством дождей, этот вид вновь стал доминантом. Бородач веничный принадлежит к числу стойких доминантов прерий, однако его популяция флуктуирует нерегулярно, увеличиваясь и уменьшаясь по мере того, как климатические условия становятся то более, то менее благоприятными. Эта популяция менее стабильна, чем деревья дуба, однако мы можем говорить, что она относительно стабильна в том смысле, что бородач всегда присутствует, хотя его плотность сильно колеблется около своей средней.

4. Иван-чай (*Epilobium angustifolium*) — травянистое растение, обычное для области елово-пихтовых лесов Скалистых гор. Эти леса меньше подвержены действию ветровалов, чем леса северных Аппалачей, однако они страдают от пожаров. После того как лес уничтожен пожаром, на гарь, переносимые ветром, попадают и прорастают семена иван-чая; возникает и воспроизводится популяция иван-чая. Спустя несколько лет гарь может полностью зарости иван-чаем, и тогда летом склоны гор становятся пурпурными от его соцветий. Так как ели и другие растения возвращаются на старое место, иван-чай оказывается не в состоянии возобновляться и в конце концов исчезает. Но за это время ветер, вероятно, успеет разнести его многочисленные семена на новые гари. Иван-чай — «странствующий» вид, ведущий кочевой образ жизни, его попеременные появления и исчезновения связаны с пожарами. В отсутствие пожаров вид выживает вдоль рек, на обвалах и в некоторых «окнах», образующихся после падения в лесу отдельных деревьев.

5. Настоящая саранча принадлежит к виду саранчовых, популяции которых подвержены вспышкам численности и стаеобразованию. Саранча (*Chortoicetes terminifera*) встречается, по крайней мере в малых количествах, в самых различных частях Австралии. В большинстве районов смертность ее особей велика, и локальные популяции поддерживаются здесь, вероятно, только за счет иммиграций. В Южной Австралии имеются, однако, очаги вспышек ее численности в сухих злаковниках, где саранча находит сочетания почв и растительности, способствующие ее размножению и росту популяции. В этих районах саранча существует постоянно и в благоприятные климатические периоды может формировать огромные популяции численностью в миллионы особей. Это вызывает эмиграцию стай, которые обрушивают

ся на другие районы и в некоторых случаях продолжают развиваться здесь, нанося огромный вред посевам и природной растительности. Вспышки заканчиваются гибелью популяции, причиной которой становятся засуха, голод или болезни. В Южной Австралии нашествия саранчи случаются каждые 30—40 лет (первое отмечено в 1845 г.), в Восточной Австралии они еще более часты. Здесь разрушающая деятельность человека, особенно выпас овец, приводит к увеличению площадей, где почва и растительность благоприятны для популяционных вспышек саранчи. Саранча относительно нестабильна, хотя и по-другому, чем иван-чай; это один из вредителей, численность которых возрастает взрывообразно.

6. Бабочка *Euphydryas editha* ssp. *bayensis* обитает в районах залегания серпентинитов в Северной Калифорнии. Вид формирует локальные популяции, которые встречаются не везде, где есть серпентиниты, и не полностью занимают те ареалы, где распространены эти породы. Размер популяции сильно флуктуирует, очевидно независимо в каждом из районов распространения серпентинитов, под действием неизвестных причин. Временами в некоторых из этих районов вид исчезает. В этом случае он вновь внедряется сюда, мигрируя с других территорий, где смог выжить. Популяция как целое достаточно устойчива в обширных географических районах, но она нестабильна на конкретных площадях залегания серпентинитовых пород.

7. Американский заяц-беляк (*Lepus americanus*) в Канадской Арктике увеличивает численность в течение нескольких лет до максимума своей плотности, а затем уменьшает до минимума, составляющего лишь малую долю от максимальной величины. Период от одного максимума плотности до другого в среднем равен 10 годам, поэтому создается впечатление, что плотность популяции зайцев колеблется с десятилетними циклами, как и плотность популяции их хищника — рыси (рис. 2-2). Численность других арктических млекопитающих и птиц флуктуирует сходным образом. Эти флуктуации привлекают интересы экологов и порождают обширные исследования и оживленные дискуссии о том, действительно ли существуют эти циклы и какие факторы определяют их периодичность.

8. Красноглазый виреон (*Vireo olivaceus*) — основной вид мелких птиц листопадных лесов на востоке США. Успешно размножающиеся пары птиц занимают определенные участки территории, и число таких участков в данном лесу в основном одно и то же из года в год; так, в одном из дубово-гикориевых лесов 43 пары были учтены на 40 га. Имеется излишек неспарившихся птиц, которые перемещаются в поисках корма, однако популяции размножающихся птиц относительно стабильны. Когда одна из спаренных птиц погибает,

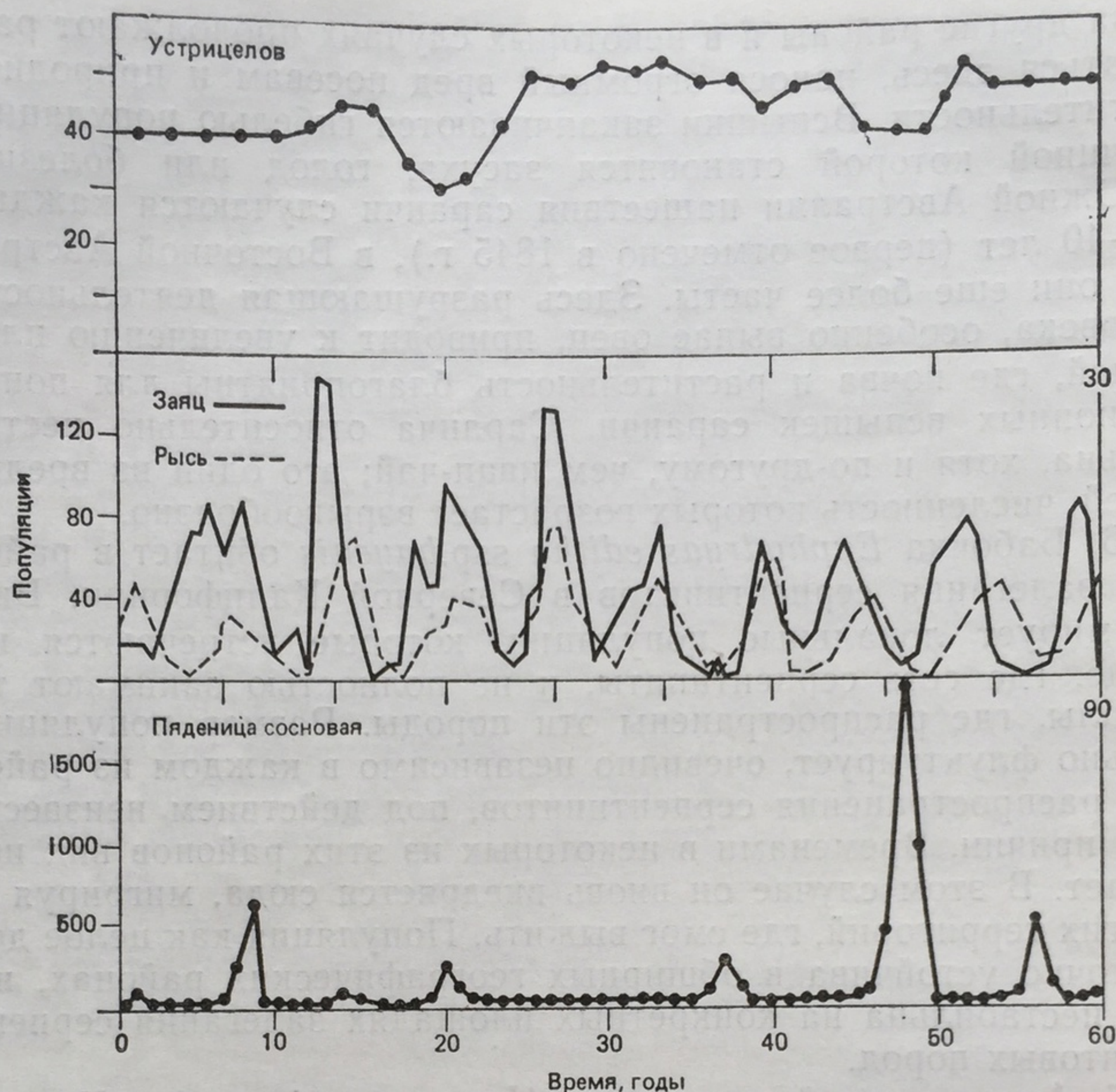


Рис. 2-2. Типы флуктуации популяций животных. *Вверху.* Весьма стабильная популяция устрицелова (*Naematorus ostralegus*), представленная числом размножающихся пар на острове Скокхольм (площадь 96 га), Великобритания. (D. Lask, «J. Anim. Ecol.», 38, 1969, p. 211.) *В центре.* Менее стабильные популяции хищника — рыси (*Lynx canadensis*) и ее жертвы — американского зайца-беляка (*Lepus americanus*), по данным о числе шкурок (в тысячах), полученных Компанией Гудзонова залива за период 1845—1935 гг. (MacLulich, «Univ. Toronto Stud. Biol.», 43, 1937.) *Внизу.* Сильно флуктуирующая популяция пяденицы сосновой (*Bupalus piniarius*) в Германии, подверженная «вспышкам» роста с нерегулярными интервалами времени (число зимующих особей на площади 100 м²). (Schwerdtfeger, «Z. Angew. Ent.», 28, 1941, p. 254; «Demökologie», 1968, p. 305.)

другая, из числа неспаренных, быстро занимает территорию и место погибшего партнера. Скорость уменьшения численности во взрослых классах (после прохождения ювзенильного возраста) сравнительно постоянна и составляет около 50% в год. Таким образом, как и в примере с дубом белым, здесь перед нами также относительно стабильная популяция с непрерывным пополнением, хотя и характеризующаяся немногим более короткой продолжительностью жизни.

Эти примеры позволяют нам сделать некоторые общие замечания о динамике популяции. Во-первых, различны пути поведения популяций (см. рис. 2-2). Одни из них относитель-

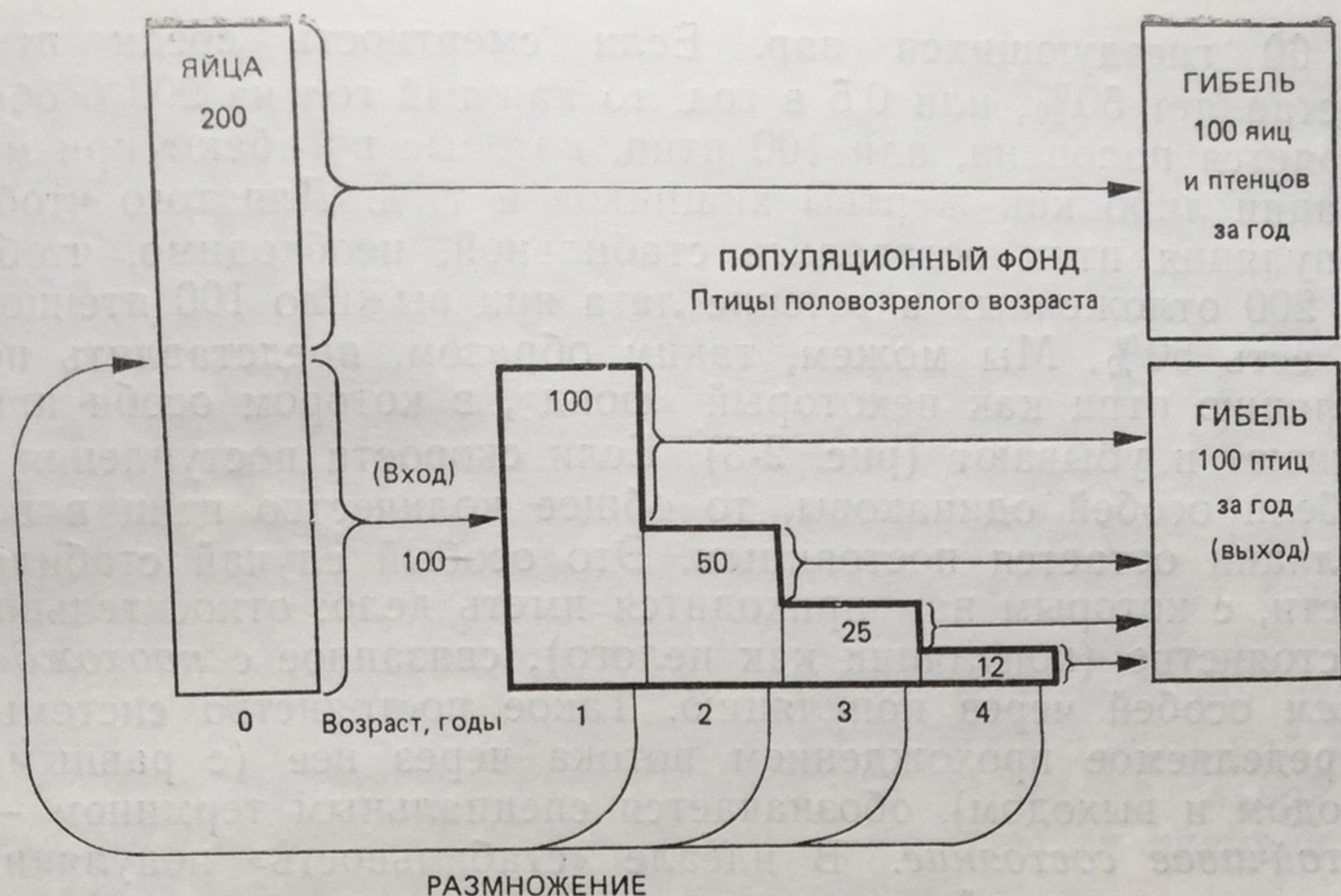


Рис. 2-3. Равновесное состояние популяции птиц. Усредненные данные для 200 птиц половозрелого возраста, распределенных на 100 га леса. Из этого числа 120 птиц гнездуются 60 парами и дают 200 яиц ежегодно. Предполагается, что ежегодная смертность составляет 50% в каждом возрастном классе, а также для яиц и птенцов. Таким образом, «популяционный фонд» птиц половозрелого возраста в течение каждого года получает 100 молодых особей и теряет 100 старых птиц. Такое соотношение позволяет количеству птиц в популяции оставаться относительно постоянным.

но стабильны, другие заметно нестабильны на ограниченных площадях, третьи, наконец, находят свое место между этими крайними случаями: они далеки от постоянства, однако численность их устойчиво колеблется вокруг средней плотности. Среди этих «промежуточных» одни популяции отличаются нерегулярными, непериодическими флуктуациями, в то время как другие — более регулярными, периодическими либо циклическими. Было бы ошибкой ограничить обсуждение вопроса о стабильности природных сообществ только одним вариантом поведения популяций. Мы должны взглянуть на вопрос шире, не сводя его лишь к ситуации относительной стабильности, а рассматривая как узкие, так и широкие флуктуации популяций.

Во-вторых, мы должны выяснить, каким образом можно определить и измерить «стабильность». Хотя существует ряд определений стабильности, однако надо учесть, что здесь мы рассматриваем размах флуктуаций популяции. На этой основе мы можем сформулировать некоторую идеальную концепцию и оценить ее в реальных ситуациях. В качестве такого идеального примера возьмем популяцию 8. Допустим, что виреон имеет усредненную плотность популяции, равную 200 особям на 1 км² леса, из которых 120 особей объединяются

в 60 гнездящихся пар. Если смертность среди птиц составляет 50%, или 0,5 в год, то каждый год из 200 особей теряется половина, или 100 птиц, которые погибают при миграции либо как жертвы хищников и т. д. Для того чтобы популяция птиц оставалась стабильной, необходимо, чтобы из 200 отложенных в течение лета яиц выжило 100 птенцов, то есть 50%. Мы можем, таким образом, представлять популяцию птиц как некоторый «фонд», в котором особи прибывают и убывают (рис. 2-3). Если скорости поступления и гибели особей одинаковы, то общее количество птиц в популяции остается постоянным. Это особый случай стабильности, с которым нам приходится иметь дело: относительное постоянство (популяции как целого), связанное с *прохождением* особей через популяцию. Такое постоянство системы, определяемое прохождением потока через нее (с равными входом и выходом), обозначается специальным термином — *устойчивое состояние*. В идеале «стабильность» популяции предполагает устойчивое состояние с равными в среднем размерами рождаемости и смертности. Понятие «в среднем» допускает наличие некоторых флуктуаций числа рождений и смертей, а следовательно, и размера популяции, и тем не менее мы все же рассматриваем такую популяцию как относительно стабильную.

Нам надо найти способ, каким можно было бы выразить степень стабильности или размах флуктуаций (табл. 2-1). (Студента, не знакомого с математикой, эти и другие таблицы уравнений не должны обескураживать, он может использовать уравнения лишь в помощь тексту в той степени, в какой они информативны для него.) Если мы определяем плотность популяции в разное время, то степень изменения ее, или разброс, измеряется с помощью величины средней интенсивности колебаний, передаваемой через различие между пиками и спадами кривой динамики популяции (см. рис. 2-2). Эти отклонения в каждую сторону от среднего значения определяют дисперсию, для выражения которой очень удобной мерой служит стандартное отклонение, или среднеквадратическое отклонение (или лучше коэффициент вариации, см. табл. 2-1, уравнения 2 и 3). Однако популяции удобнее представлять в логарифмическом масштабе из-за особенностей их роста (посредством их частей или отношений, а не добавлением определенного числа особей). Если взять логарифм от плотности популяции, изменяющейся во времени, то мы сможем охарактеризовать свойства популяции способом геометрической средней (табл. 2-1, равенство 4), которая выглядит предпочтительнее средней арифметической, а для измерения дисперсии избрать меру, которую назовем коэффициентом флуктуации (уравнение 6). Коэффициент флуктуации (*CF*) позволяет нам характеризовать

широкий
рах. Р
(рис. 2-
равный
ции в Р
среднего
отрицат
ния *CF*
Относит
имеет
чение
плотнос
ляет в
зуемые
равные
чез, и
абсолют
которые
Мы
роде по
популя
особей,
ются по

$$N_1, N_2, \dots$$

$$\bar{N} = (N_1 + \dots + N_n) / n$$

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{n} \sum (N_i - \bar{N})^2}$$

$$CV = \sigma / \bar{N}$$

$$\tilde{N} = \sqrt[t]{N_1 \cdot N_2 \cdot \dots \cdot N_n}$$

$$D_t = \sqrt{\frac{1}{n} \sum (\log N_i - \log \bar{N})^2}$$

$$CF = \text{ant} \log D_t$$

широкий ряд относительных стабильностей в наших приме-
рах. Регистрация размножающихся особей устрицелова
(рис. 2-2) дает из года в год CF размножающихся птиц,
равный 1,153, то есть предполагается, что плотность популя-
ции в различные годы не более чем на 15% отличается от
среднего (CF рассматривается не как ряд положительных и
отрицательных значений, а как $N \times 1,153$ до $N/1,153$). Значе-
ния CF для зайца и рыси соответственно равны 2,8 и 2,2.
Относительно нестабильное насекомое *Vupalus*, напротив,
имеет $CF = 10,2$, который показывает десятикратное увели-
чение размаха колебаний популяции относительно средней
плотности. Таким образом, коэффициент флуктуации позво-
ляет выразить относительную стабильность, однако исполь-
зуемые при этом плотности не должны включать значения,
равные нулю. Нулевая плотность предполагает, что вид ис-
чез, и эта неустойчивость является уже не относительной, а
абсолютной для данного района и того отрезка времени, в
который проводились измерения плотности.

Мы можем, наконец, сделать некоторые замечания о при-
роде популяций. Здесь и далее мы будем часто говорить о
популяциях, как если бы они были наборами идентичных
особей, хотя на самом деле это не так. Популяции различа-
ются по степени и типу генетической изменчивости, способам

Т а б л и ц а 2-1

Меры относительной стабильности популяции

$N_1, N_2, N_3, \dots, N_t$	измерения плотности попу- ляции в различные моменты времени t
$\bar{N} = (N_1 + N_2 + N_3 + \dots + N_t)/t = \sum_{x=1}^t N_x/t$	среднеарифметическая плот- ность (1)
$\sigma = \sqrt{\sum_{x=1}^t (N_x - \bar{N})^2 / (t - 1)}$	стандартное отклонение, или среднеквадратическое откло- нение (2)
$CV = \sigma/\bar{N}$	коэффициент вариации (3)
$\tilde{N} = \sqrt[t]{(N_1 \times N_2 \times N_3 \times \dots \times N_t)} = \text{antilog} \left[\left(\sum_{x=1}^t \log N_x \right) / t \right]$	среднегеометрическая плот- ность (4)
$D_l = \sqrt{\sum_{x=1}^t (\log N_x - \log \tilde{N})^2 / (t - 1)}$	логарифмическое отклоне- ние (5)
$CF = \text{antilog } D_l$	коэффициент флуктуации (6)

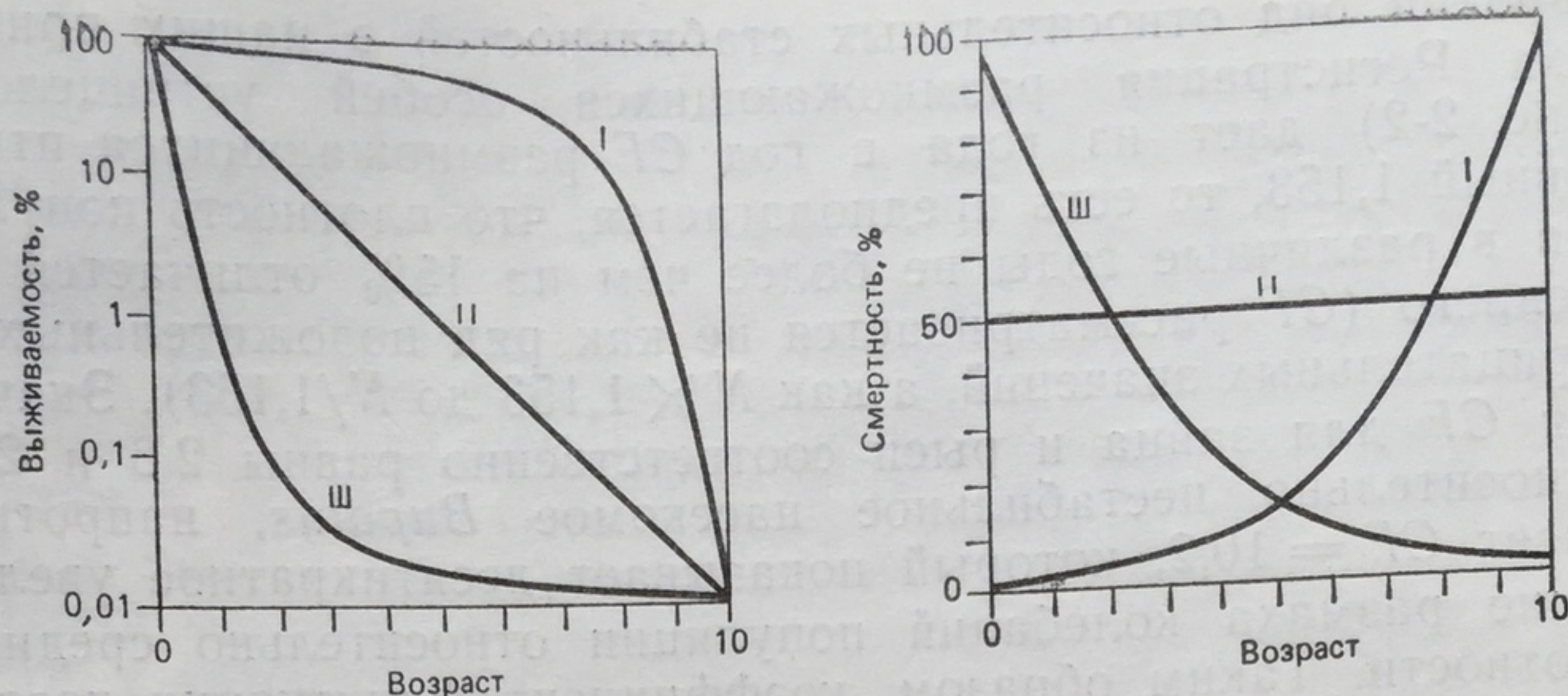


Рис. 2-4. Кривые выживаемости и смертности. Слева изображены кривые выживаемости, которые показывают процент особей, родившихся в данный промежуток времени и выживших в течение 10 лет (логарифмическая шкала). Справа представлены кривые смертности для особей различных возрастов (линейная шкала). Если популяция вполне стабильна, то кривые слева показывают также ее возрастной состав в данный момент времени, то есть относительное число особей в возрастных классах с интервалом в один год.

I тип кривой — для видов с довольно определенной продолжительностью жизни, таких, как человек, но при условии, что он живет в обществе с хорошо развитым здравоохранением и медицинским обслуживанием. Отличительные черты: низкая смертность и высокое время прожития в юношеском и среднем возрастах и возрастающая смертность и быстро уменьшающийся процент выживших в группах старших возрастов.

II тип кривой — для видов с постоянным уровнем смертности в разных возрастах, например для некоторых популяций лесных деревьев и птиц. При постоянстве доли умерших в каждом возрастном интервале кривая выживаемости преобразуется в прямую (см. также рис. 2-1).

III тип кривой — для видов с высокой смертностью в ранних периодах жизни (таких, как устрицы и другие животные), производящих огромное число яиц и молоди, из которых выживают лишь немногие. Выживаемость резко падает до небольшого числа особей, доживающих до половозрелого возраста и характеризующихся низкой смертностью.

воспроизводства, вызывающим эту изменчивость, и способам, которыми эта вариабельность связана с окружающей средой, позволяя популяции выжить. Популяции различаются по возрастной структуре, уровням рождаемости и смертности в различном возрасте и по направлениям перестройки возрастной структуры под воздействием внешней среды. Мы проиллюстрировали только одну из простейших возможных форм возрастной структуры популяций 1 и 8. На рис. 2-4 демонстрируется широкий диапазон кривых смертности и выживаемости. Реальные популяции имеют кривые различной конфигурации, одни из них резко отличаются от кривых, изображенных на этом рисунке, другие занимают промежуточное положение. Эти особенности поведения популяций подробно обсуждаются в книгах по популяционной биологии и демографии. Таким образом, мы должны рассматривать популяции как достаточно сложные живые системы со своей

собственной
способами
популяциям.

Изучение эк
щенной эк
tum — прост
русский эко
нием надвое
лится на дв
средой, соде
ки в качеств
особь Param
воначально
межуток вре
воздействий
каждые три
уме соответс
сов там буде
ции соответс
ние 2) со ск
интервала в

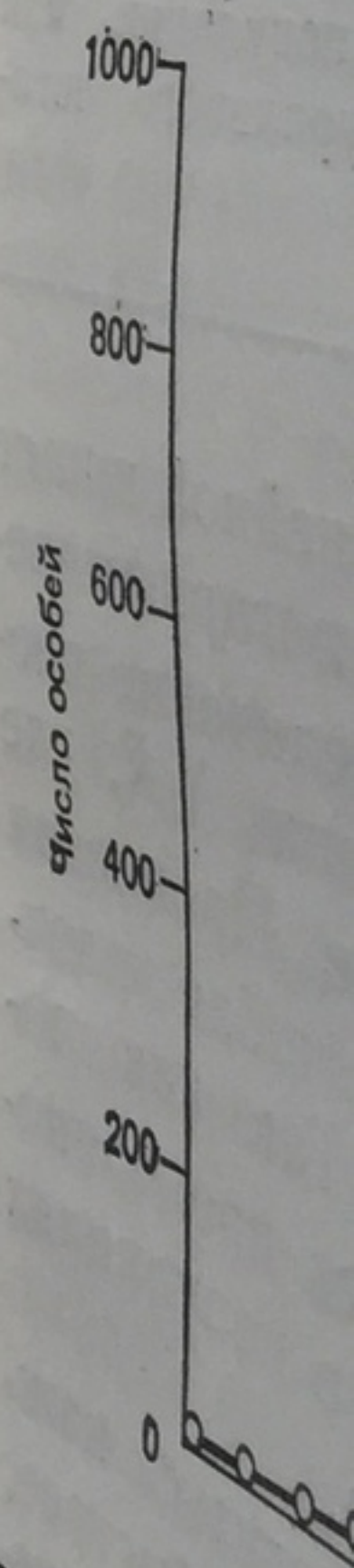


Рис. 2-5. Экспоненциальный рост популяции в условиях развития условий. Ось Y — количество особей в единицу времени. Ось X — время. Экспоненциальный рост популяции называется левосторонним, так как в этом слу

собственной характерной структурой и функцией и со своими способами приспособления к окружающей среде и другим популяциям.

Рост популяции

Изучение популяций лучше всего начать с выбора упрощенной экспериментальной ситуации. *Paramecium caudatum* — простейшее, «туфелька», с которой экспериментировал русский эколог Г. Ф. Гаузе. *Paramecium* размножается делением надвое: каждые несколько часов каждая туфелька делится на две особи. Г. Ф. Гаузе наполнил аквариум жидкой средой, содержащей взвешенные в воде бактериальные клетки в качестве запаса пищи для туфелек, и ввел туда одну особь *Paramecium*, после чего наблюдал рост популяции. Первоначально рассмотрим эту популяцию за определенный промежуток времени при отсутствии каких-либо лимитирующих воздействий среды на ее рост. Если туфельки делятся каждые три часа, то через 3, 6, 9, 12 и 15 часов в аквариуме соответственно будет 2, 4, 8, 16 и 32 особи. После 30 часов там будет уже 1024 особи. Таким образом, рост популяции соответствует геометрическому ряду (табл. 2-2, уравнение 2) со скоростью роста (R), равной 2 для трехчасового интервала времени. Ступени геометрического ряда — это

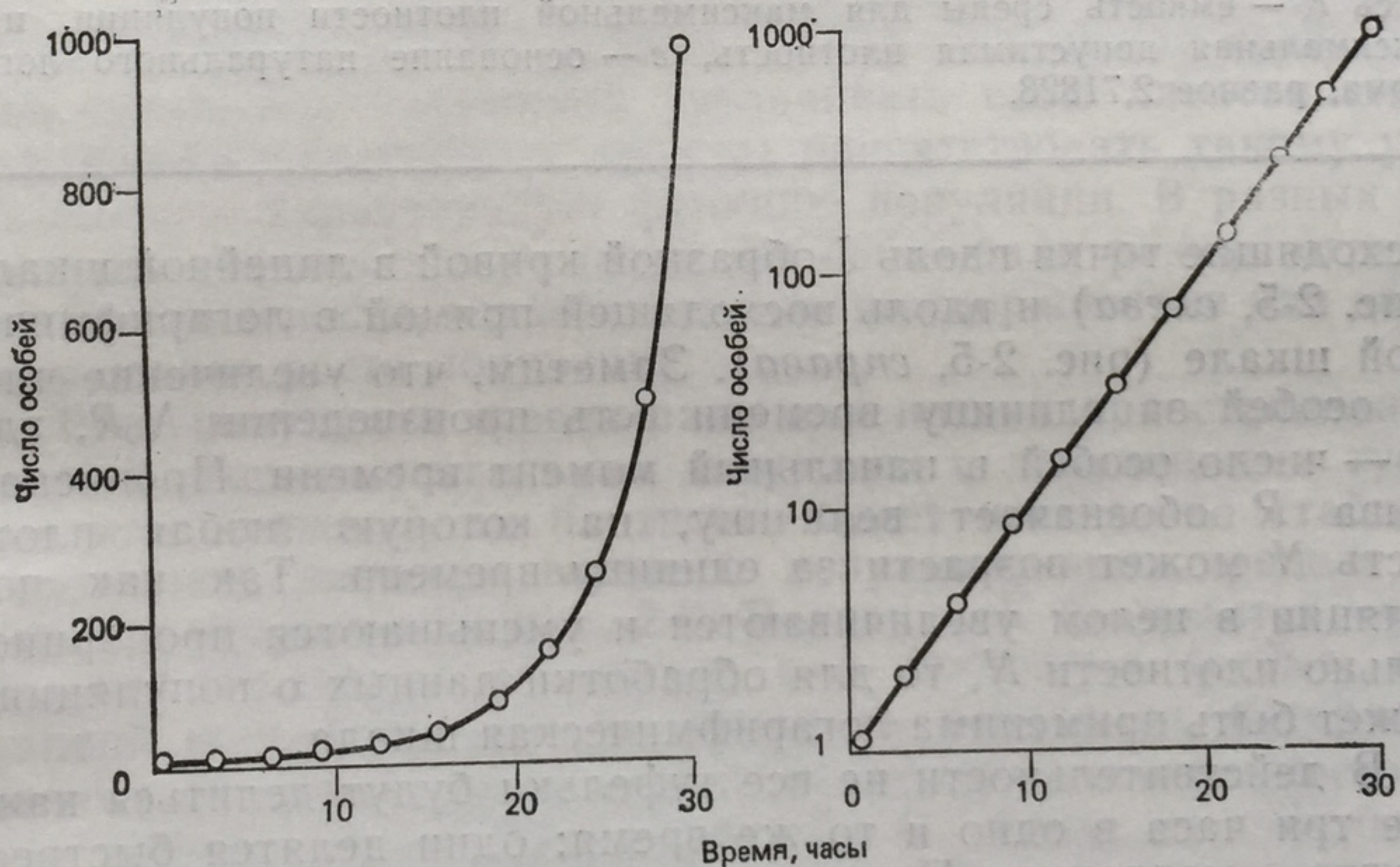


Рис. 2-5. Экспоненциальный рост популяции, не лимитируемой в своем развитии условиями окружающей среды. Слева показано изменение числа особей в единицу времени в линейном масштабе — такая кривая роста называется экспоненциальной и имеет J-образную форму (зеркальное отражение левой части рис. 2-1). Справа использована логарифмическая шкала, и в этом случае экспоненциальный рост выражен прямой линией.

Уравнения роста популяции

А. Неограниченный рост

N — плотность популяции, N_0 — начальная плотность популяции, N_1 — плотность популяции через единицу времени ($t=1$) роста популяции, N_t — плотность популяции через время t при постоянной скорости роста.

Геометрические формулы

$$\frac{N_1}{N_0} = R \quad \text{темп роста за единицу времени} \quad (1)$$

$$N_t = N_0 R^t \quad \text{плотность через время } t \quad (2)$$

Экспоненциальные формулы

$$\frac{dN}{dt} = N_0 r \quad \text{скорость роста} \quad (3)$$

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad \text{плотность через время } t \quad (4)$$

Б. Ограниченный рост

Логистические формулы

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad \text{скорость роста} \quad (5)$$

$$N_t = \frac{K}{1 + [(K - N_0)/N_0]e^{-rt}} \quad \text{плотность через время } t \quad (6)$$

Здесь K — емкость среды для максимальной плотности популяции, или максимальная допустимая плотность, e — основание натурального логарифма, равное 2,71828.

восходящие точки вдоль J-образной кривой в линейной шкале (рис. 2-5, слева) и вдоль восходящей прямой в логарифмической шкале (рис. 2-5, справа). Заметим, что увеличение числа особей за единицу времени есть произведение $N_0 R$, где N_0 — число особей в начальный момент времени. Прописная буква R обозначает величину, на которую любая плотность N может возрасти за единицу времени. Так как популяции в целом увеличиваются и уменьшаются пропорционально плотности N , то для обработки данных о популяциях может быть применима логарифмическая шкала.

В действительности не все туфельки будут делиться каждые три часа в одно и то же время: одни делятся быстрее, другие — медленнее. После нескольких генераций ритм деления будет утерян и рост популяции станет непрерывным, без ступенеобразного удвоения. Таким образом, мы можем характеризовать переход от ступенеобразного роста к непрерывному через уравнение 4. Эта зависимость отражает экс-

а 2-2

популяции, популя-
рости

(1)

(2)

пониженный рост, который является нормальным для популяции, когда изменение ее численности не испытывает каких-либо ограничений. Наиболее интересным параметром в уравнении является величина r — скорость роста популяции, обусловленная свойствами организма. Строчная буква r является логарифмом прописной буквы R : $R = e^r$. Однако величина r еще не обязательно описывает рост популяции в природном сообществе; она представляет лишь потенциальную скорость роста в условиях, когда ни пища, ни пространство, ни какие-либо другие факторы окружающей среды не лимитируют этот рост. Кроме того, r варьирует у разных видов в зависимости от тех факторов среды, которые хотя и не ограничивают рост, но определяют его скорость (таких, как температура).

(3)

(4)

(5)

(6)

и, или
лога-

шкале
миче-
е чис-
R, где
исная
плот-
к по-
орцио-
яциях

и каж-
стрее,
деле-
им, без
ем ха-
непре-
ет экс-

Если пища и пространство не были лимитированы и через 30 часов туфелек было 1024 особи, то через 60 часов их должно быть более миллиона, через 90 часов — более биллиона, а через 120 часов — их было бы более, чем это можно себе представить. Неограниченный экспоненциальный рост подобен извержению или взрыву и ведет к популяционной нестабильности. Поскольку организмы не могут не погибать, все популяции имеют такие значения скорости r , которые позволяют им расти, если только они не уменьшают свою численность вплоть до вымирания. Все же способность увеличивать размер популяции предполагает риск взрыва ее численности, что может привести к истощению и полному разрушению ресурсов среды, поддерживающих жизнь популяции. Один из вариантов конфликта — конфликт между свойственной организму тенденцией увеличивать свою численность и ограничениями, которые должны препятствовать такому увеличению, — характеризует функцию популяции. В разных вариантах поведения популяций мы наблюдали разные ограничения и опасности, воздействующие на сдерживание или даже сокращение роста популяций.

Рост популяции всегда рано или поздно приостанавливается. В экспериментальных ситуациях с популяциями туфелек или дрожжей их плотность будет постепенно стабилизироваться, достигая верхнего популяционного предела K , как это показано на рис. 2-6. Величина K называется «предельной нагрузкой на среду», или «емкостью среды», для данной популяции; это та плотность популяции, которая в данных условиях среды может поддерживаться на постоянном уровне. В экспериментах Г. Ф. Гаузе с туфелькой (рис. 2-6) величина K была первоначально определена при скорости, с которой поступала пища в культуру, поддерживая рост и воспроизводство туфелек. Когда туфелек в культуре становится достаточно много, для всех особей начинает не хватать пищи, и их смертность возрастает. Равновесное

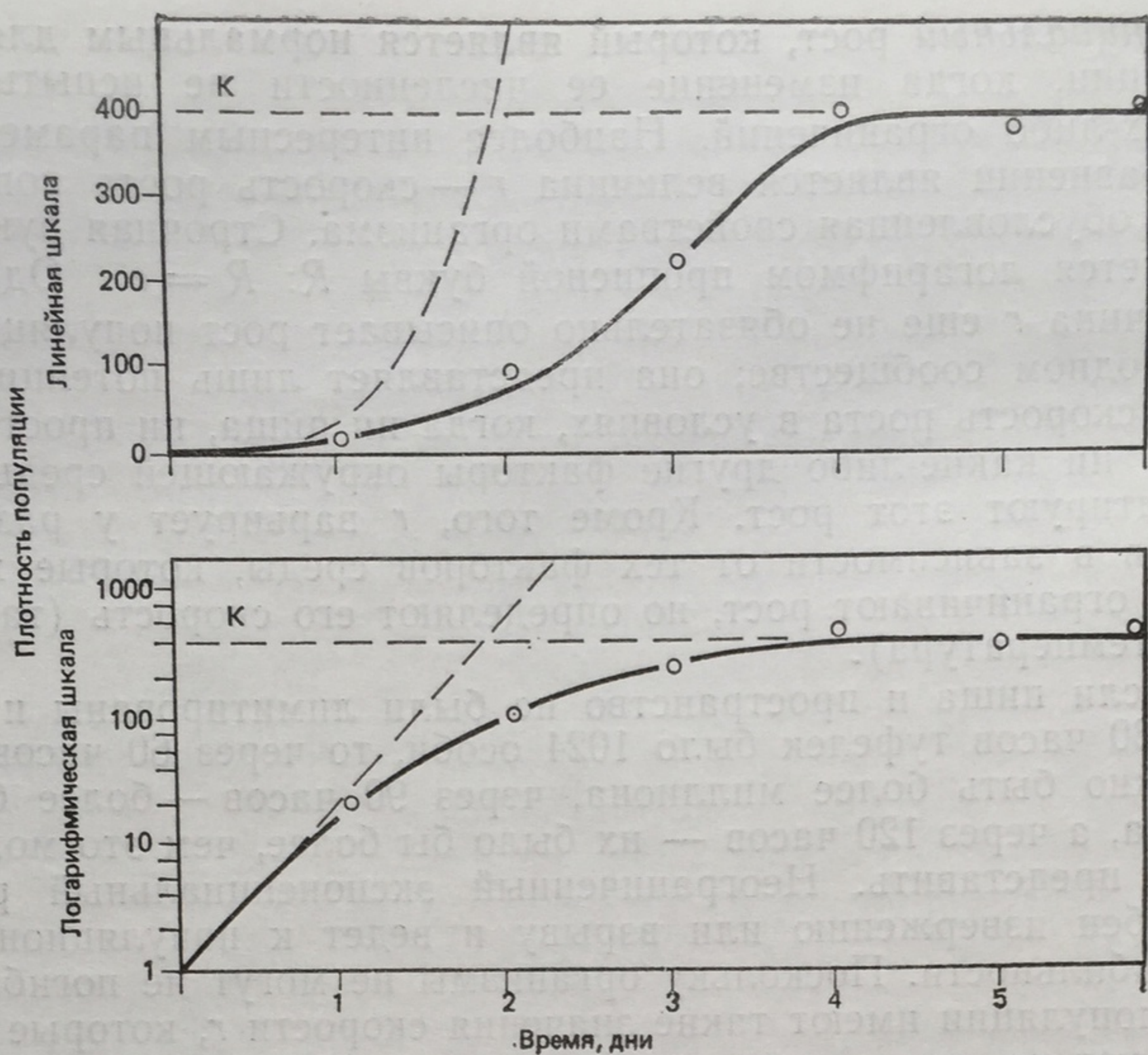


Рис. 2-6. Сигмоидальный рост популяции, лимитируемой в своем развитии условиями окружающей среды. *Вверху.* Изменение плотности популяции в линейном масштабе; плотность описана сигмоидальной кривой, соответствующей логистическому уравнению (см. табл. 2-2). Пунктирная линия отражает экспоненциальный рост популяции с той же скоростью r , но без ограничивающего влияния окружающей среды. *Внизу.* Использование логарифмической шкалы позволяет видеть для той же популяции уменьшение относительной скорости роста. Относительная скорость роста популяции $(dN/dt)/N$, вначале равная r для экспоненциального роста, показана пунктирной линией. В дальнейшем она снижается до нуля при достижении уровня K , и популяция становится стабильной.

состояние, показанное в правых частях рис. 2-6,— это устойчивое состояние, которое достигается при равных значениях рождаемости и смертности особей.

Кривая в верхней части рис. 2-6 имеет S-образную, или, иначе, сигмоидальную, форму. В популяциях сигмоидального роста мы можем различить три фазы (даже если они связаны переходом одна с другой). В ранней фазе популяция в малой степени зависит от пищи и пространства и растет со скоростью, близкой к значению rN , что показано более четко в логарифмическом масштабе (рис. 2-6). В средней фазе проявляется лимитирующее воздействие окружающей среды, происходит замедление роста в результате увеличения смертности (или уменьшения рождаемости, или по обоим этим причинам совместно). В последней фазе популяция

достигает своего
пустимой численности
ражение для э
до нуля, когд
множитель (1
личину, получи
ческим.
Некоторые
большем соот
стическим ура
склонности. Мн
записью предп
ленно, непосред
ветствии с разл
ляций это предп
этот факт мы м
обратной связи.
на контрольный
няя при этом ст
информации и н
чаях, когда скор
ционная связь
который осущес
ничит его скорос
ной связи работ
лирования. Поп
контроля, ни и
сигналов-регуля
стической форме
включение отриц
ность популяции
крашение имею
фект этого сокр
нал для уменьш
ее рост за счет
рождаемости, ил
низмов).
Влияние этой
жению (1 — N/K)
пустимой числен
так как ей пока
производства. В
ции задерживае
сит свою допуст
ции могут быть
описания такого
ний — от слабых
(рис. 2-7, А), ч

достигает своей асимптоты и стабилизируется близ своей допустимой численности K . Было бы удобно иметь простое выражение для записи процесса замедления в росте популяции до нуля, когда K достигнуто. Можно, например, выбрать множитель $(1 - N/K)$ и умножить уравнение 3 на эту величину, получив уравнение 5, которое называется *логистическим*.

Некоторые популяции растут и стабилизируются при большем соответствии с сигмоидальной кривой, чем с логистическим уравнением, но многие не обнаруживают этой склонности. Множитель $(1 - N/K)$ является алгебраической записью предположения, что рост популяции будет немедленно, непосредственно и пропорционально ограничен в соответствии с различиями между N/K и 1,0. Для многих популяций это предположение не выполняется. Интерпретировать этот факт мы можем, применяя к популяциям концепцию *обратной связи*. Когда информация о процессе возвращается на контрольный механизм или в центр этого процесса, изменяя при этом скорость его протекания, то это возвращение информации и называют обратной связью. В некоторых случаях, когда скорость процесса возрастает, обратная информационная связь посылает сигнал в контролирующий центр, который осуществит передачу информации процессу и ограничит его скорость; на таком принципе отрицательной обратной связи работают многие механизмы управления и регулирования. Популяции не имеют ни специальных центров контроля, ни информационных цепей, ни закодированных сигналов-регуляторов. Тем не менее стабилизация в логистической форме может быть интерпретирована именно как включение отрицательной обратной связи. Как только плотность популяции приближается к уровню K и происходит сокращение имеющегося ресурса, «информация» (то есть эффект этого сокращения) в виде обратной связи дает сигнал для уменьшения воспроизводства популяции, замедляя ее рост за счет увеличения смертности (или уменьшения рождаемости, или совместным действием этих двух механизмов).

Влияние этой обратной связи не пропорционально выражению $(1 - N/K)$. Популяция, которая близка к своей допустимой численности K , может и не замедлить свой рост, так как ей пока достаточно ресурса для обеспечения воспроизводства. Влияние истощения ресурса на рост популяции задерживается до того момента, пока она не превысит свою допустимую численность. Уравнения роста популяции могут быть различным образом модифицированы для описания такого превышения и отражения ранга колебаний — от слабых осцилляций, приближающихся к уровню K (рис. 2-7, А), через периодические флуктуации вокруг K

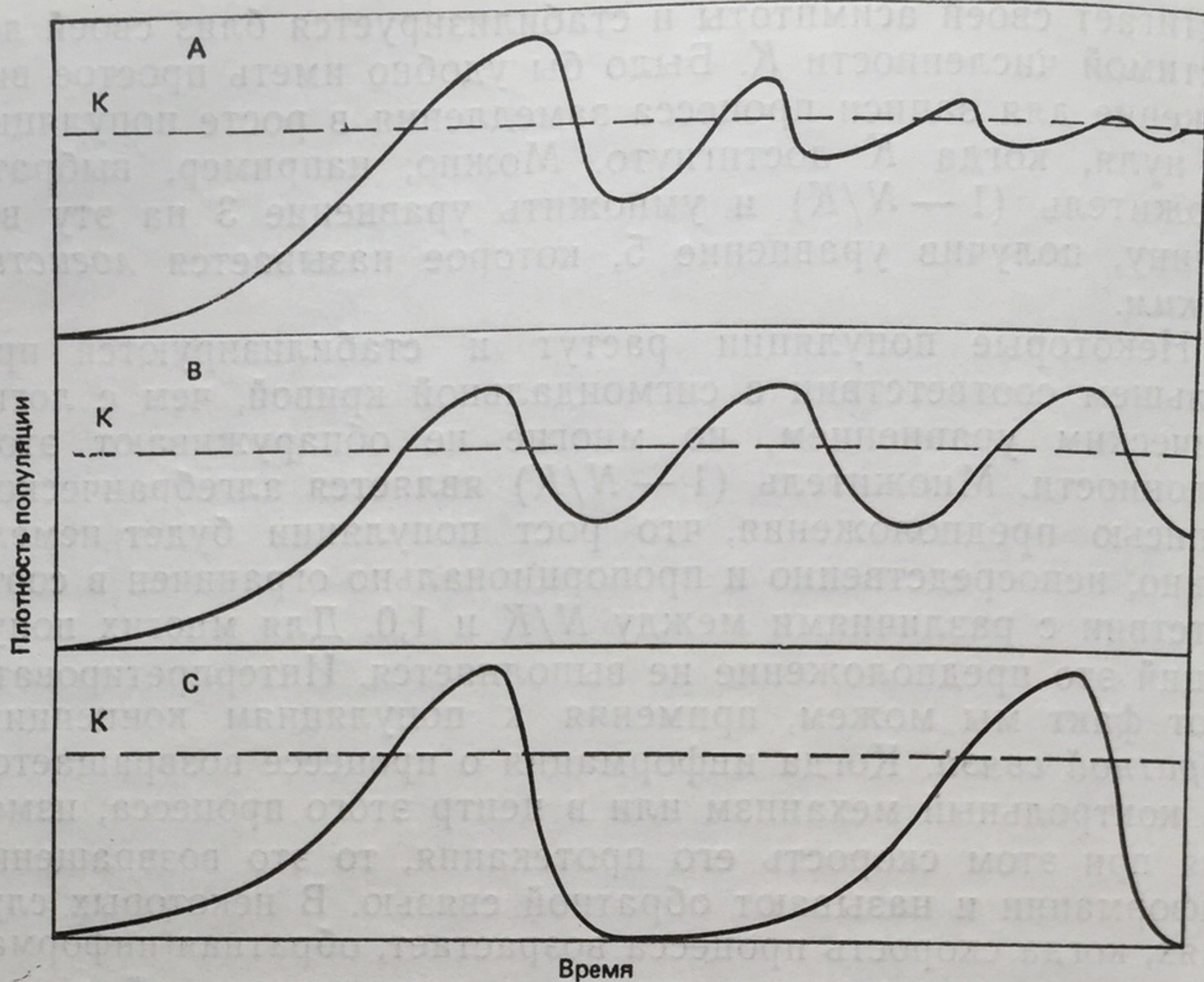


Рис. 2-7. Три формы флуктуаций относительно допустимой численности K в условиях, когда рост популяции превышает ее. **А.** Начальное превышение с последующим снижением и новым увеличением, которое сопровождается угасанием флуктуаций вплоть до стабилизации на уровне K . **В.** Начальное превышение с последующими колебаниями с постоянной амплитудой. **С.** Превышение с последующим резким снижением плотности популяции, указывающим на ее относительную неустойчивость.

(рис. 2-7, В) до нерегулярных «взрывов» и «извержений» плотности популяции, когда кажется, что популяции игнорируют свою допустимую численность (рис. 2-7, С). Возможно, для природных популяций не свойствен прямой контроль над ними посредством обратных связей через воздействие N/K , популяции растут и стабилизируются при их допустимой численности, как это показано на рис. 2-6.

Уравнения, представленные в табл. 2-2, описывают не природные популяции, а упрощенные идеальные ситуации, которые можно аппроксимировать в экспериментах. Однако мы вправе изложить содержание интересующих нас характеристик популяций с помощью этих уравнений. Некоторые относительно стабильные популяции (1 и 8) большую часть времени существуют на уровне своей допустимой численности или вблизи нее. (Утверждая это, мы должны учитывать не только наличие ресурсов среды, но и существование конкуренции и хищничества со стороны других популяций как факторов, которые также определяют реальный уровень допустимой численности для данного вида.) В этих популя-

циях индивидуумы, которые выживают и воспроизводятся в условиях конкуренции с другими организмами, сохраняются в соответствии с их генетическими характеристиками. Популяции таких видов проявляют тенденции к отбору в направлении обретения устойчивости к конкуренции или специализации в сообществе (или в обоих этих направлениях одновременно). Так, сеянцы белого дуба устойчивы к воздействию взрослых деревьев, опосредствованному через их влияние на почву и через затенение, а красноглазый виреон специализировался в лесу на питании насекомыми способом, который отличен от способа питания других птиц леса.

Относительно неустойчивые популяции, напротив, могут отбираться по эффективности размножения, в частности по способности к широкому распространению диаспор и быстрому росту популяций в новых местообитаниях, где на них меньше влияет конкуренция. Иван-чай с его семенами, переносимыми ветром, и быстрым размножением на гаях является тому примером. Мы можем использовать символы табл. 2-2 для того, чтобы с их помощью обозначить приспособленность первой группы видов как *K-отбор* и второй группы — как *r-отбор*. Виды не распадаются на четкие идеальные типы *r* и *K*. Характеристики большинства видов занимают промежуточное положение между ними, и ниже мы рассмотрим еще третий тип. Тем не менее различия в путях отбора в условиях относительной стабильности и занятости местообитаний и в условиях нестабильности и открытости среды — один из факторов, который привел к широкой дифференциации поведения популяций, взятых нами в качестве примеров. Различные варианты функции популяций — это результат эволюции в направлении отбора разных способов выживания популяций.

Конкуренция и чрезмерная плотность

Под конкуренцией подразумевается ситуация, при которой для двух особей или для двух видовых популяций не имеется достаточного количества ресурса среды. Использование ресурса одной особью или одним видом уменьшает потребление его другой особью или другим видом, рост и выживание которых определяются недостатком этого ресурса. (Влияние конкуренции могут испытывать сразу оба конкурента.) Так, молодое дерево, растущее в тени более крупного, страдает от конкуренции из-за недостатка света, отчего оно будет расти медленнее и даже может вследствие этого погибнуть. Популяция кустарника, развивающаяся в тени полога популяции деревьев, также ограничена в росте, поскольку большая часть солнечного света используется или

перехватывается деревьями и лишь незначительная его доля достигает кустарников. В равной мере верно и то, что кустарники физиологически приспособились расти и успешно размножаться в условиях данной интенсивности света, а также то, что численность популяции кустарника могла бы быть большей в отсутствие конкурирующих с ней за свет деревьев.

Таким образом, конкуренция может возникать как между особями одной видовой популяции, так и между особями двух и более популяций видов. Внутривидовая конкуренция возрастает, когда популяция приближается к уровню ее допустимой численности или превышает его. Г. Ф. Гаузе установил, например, что конкуренция за пищу лимитировала популяцию *Paramecium aurelia* при плотности 240 особей на 0,5 см³ стандартной питательной среды, тогда как при удвоении стандартной концентрации пищи культура выдерживала в два раза большую плотность *P. aurelia*. Более крупный вид, например *Paramecium caudatum*, требовал большего количества пищи, и его допустимая численность в стандартной питательной среде составляла 58 особей на 0,5 см³. В этих культурах конкуренция за пищу, недостаток которой по принципу обратной связи непосредственно и немедленно отражался на росте и воспроизводстве особей, воздействовала стабилизирующе на любую из популяций. Стабильность популяции может, однако, наблюдаться и на другой основе. Г. Ф. Гаузе добавлял в культуру ежедневно постоянное количество пищи и одновременно удалял при этом продукты экскреции. Таким образом, тифельки жили в условиях прохождения через систему постоянного потока пищи, причем интенсивность потока не зависела от них. Эта ситуация противоположна той, когда тифельки вводились в культуру с фиксированным количеством пищи в начале эксперимента. В этом случае парамеции полностью расходуют ограниченный запас пищи, после чего наступают голод и смерть, которые ведут к угасанию популяции.

Итак, мы вправе сделать вывод о том, что в сообществе существуют различные варианты зависимости популяций от запасов пищи или каких-либо других ресурсов среды.

1. Вид непосредственно питается популяцией другого вида, что приводит к сокращению численности последней. Конкуренция не станет эффективной до тех пор, пока не будет превышена допустимая численность популяции, что вызывает ее гибель. Тот факт, что популяция способна использовать и тем самым уменьшать свой «капитал» — размеры кормовой популяции, поддерживающей ее, — способствует ее нестабильности. Подобные зависимости мы будем рассматривать в следующем разделе, посвященном хищничеству.

2. Вид не
а лишь потреб
живет на «про
собен уменьша
чительно пост
опад листьев
может стабили
бами за пост
3. Вид пи
либо косвенно
чена не конку
В этом случае
тельно стабили
счет конкурен
Отношения
стабильности
распространяю
распространит
питается пада
жертву. Для
простым, если
влияет на по
способность к
ция в этом
популяции, ко
лишки, не вл
щего вида.
Внутривидо
ляцию вида, д
сурсы посредс
Если в расту
стоянны вне з
ции — ниже, о
сти, — популя
уровень. Если
за счет конку
эффект конку
связью и мож
популяцию, от
ся с изменени
ствиями эффек
может вызывать
как пример та
популяции, ес
возрастает сме
А. Найколс
тип — это неог
особь перехват

2. Вид непосредственно не питается другой популяцией, а лишь потребляет некоторые ее продукты. Питающийся вид живет на «проценты» от кормящей его популяции и не способен уменьшать ее. Если питающийся вид обеспечен относительно постоянным притоком пищи, таким, например, как опад листьев в тропическом дождевом лесу, то популяция может стабилизироваться за счет конкуренции между особями за постоянно возобновляющуюся пищу.

3. Вид питается популяцией другого вида либо прямо, либо косвенно, однако популяция питающегося вида ограничена не конкуренцией, а некоторыми другими факторами. В этом случае питающаяся популяция может быть относительно стабильной, но эта стабилизация происходит не за счет конкуренции.

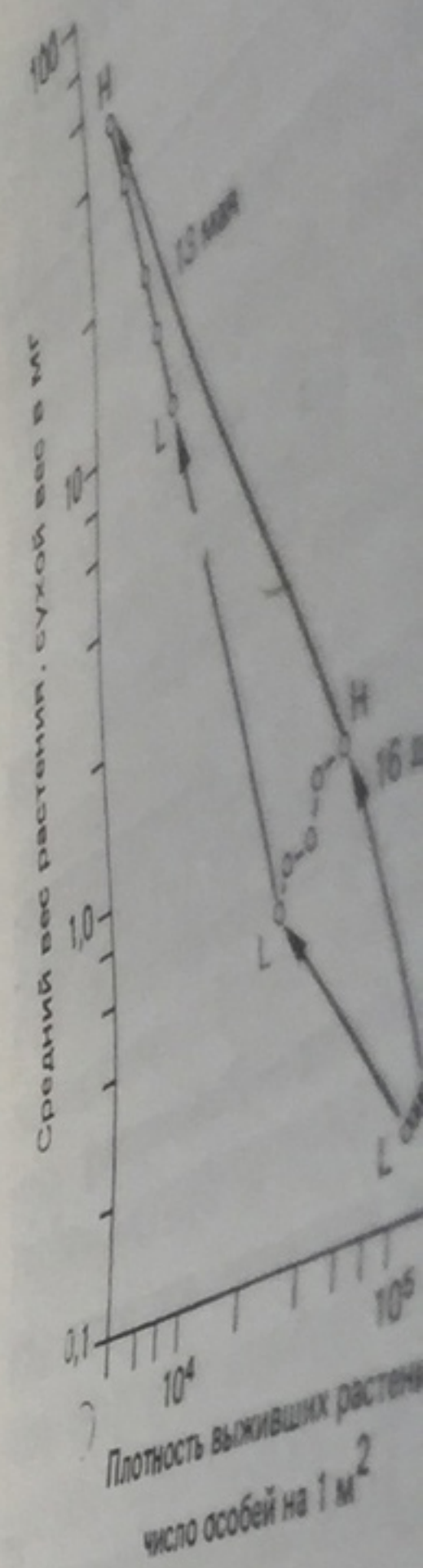
Отношения по типу 2 могут быть причиной относительной стабильности популяции некоторых видов, в частности, они распространяются на грибы под пологом леса. Их можно распространить и на некоторых животных из числа тех, кто питается падалью, а не нападает непосредственно на свою жертву. Для животных это отношение может быть не столь простым, если питающаяся популяция некоторым образом влияет на популяцию-пищу, но при этом не уменьшает ее способность к размножению и самосохранению. Конкуренция в этом случае возникает между особями питающейся популяции, которые используют только «процент», или излишки, не влияющие на поддержание устойчивости кормящего вида.

Внутривидовая конкуренция, чтобы стабилизировать популяцию вида, должна сокращать доступные для ее особей ресурсы посредством изменения смертности и рождаемости. Если в растущей популяции смертность и рождаемость постоянны вне зависимости от того, какова плотность популяции — ниже, около или выше своей допустимой численности, — популяция со временем превысит свой допустимый уровень. Если вместе с увеличением плотности популяции за счет конкуренции увеличивается ее смертность, тогда эффект конкуренции обернется отрицательной обратной связью и может стабилизировать популяцию. Воздействия на популяцию, относительная интенсивность которых изменяется с изменением плотности популяций, называются *воздействиями эффекта зависимости от плотности*. Конкуренция, может вызвать стабилизацию популяции, если из-за ее влияния как пример таких воздействий, может вызвать стабилизацию популяции, если из-за ее влияния при увеличении плотности популяции, если из-за ее влияния при увеличении плотности возрастает смертность (или уменьшается рождаемость).

А. Найколсон различал два типа конкуренции. Первый тип — это неограниченная конкуренция, при которой каждая особь перехватывает столько ресурса, сколько может, — *кон-*

конкуренция захвата (scramble competition). Некоторые виды, однако, имеют свои собственные механизмы ограничения численности популяции и этим избавляют размножающиеся особи от отрицательных эффектов конкуренции. Территориальные птицы регулируют свою плотность: самцы устанавливают территории и затем охраняют их от вторжения других птиц пением. Территории бывают достаточно велики и позволяют обеспечить в требуемом количестве пищей самца, самку и птенцов в течение года. Второй тип — это конкуренция, вызывающая столкновения или схватки между особями, в результате которых победитель обеспечивает себя достаточными ресурсами, — *конкуренция борьбы* (contest competition). Птицы, которые не способны захватить территорию, по-видимому, поселяются вблизи и попадают в менее благоприятные условия среды, где они могут оказаться более уязвимыми для хищников и где они проявляют более высокую смертность, чем особи, имеющие собственную территорию. Для многих видов животных конкуренция обуславливает распространение «излишков» особей в менее подходящие условия среды. Для таких видов сочетание конкуренции с выселением и влиянием хищников на избыток особей может действовать как контрольный механизм, зависящий от плотности популяций.

Для видов с конкуренцией захвата последствия возрастания численности популяции могут обусловить увеличение смертности, как уже отмечалось, либо приостановление роста особей, либо действие этих механизмов совместно. Некоторые животные имеют фиксированные размеры для взрослых особей. У этих видов емкость среды может воздействовать главным образом на количество особей, как это наблюдается в культурах туфельки, а не на их размеры. Другие животные имеют неопределенный рост, который не прекращается и в возрасте половой зрелости; размеры взрослых особей для них не фиксированы. Размеры рыб в прудах могут определяться главным образом доступными запасами пищи. Если в один пруд выпустили 100 мальков, а в другой 50, то размеры рыбы в первом могут быть небольшими, в то время как во втором — в два раза больше, так что общий вес рыбы может быть почти сходным в обоих прудах. Размеры растений еще более приспособлены к возможности конкуренции и доступности ресурсов. Из двух деревьев одного вида то, которое находится в тени других деревьев, в состоянии после ста лет медленного роста иметь ствол диаметром 5 см, другое, располагающееся в открытой части леса, то есть вне конкуренции за свет, может образовывать за то же время ствол диаметром 50 см. Однолетники в пустынях адаптируются к неустойчивым условиям среды благодаря свойству изменять свои размеры. В соответствии



с количеством выпадающих с соседними растениями с соседними растениями вырасти и до высоты 20 цветка, и до высоты 20. Способность растений парадоксальных плотности популяции. Предположим, что растущая площадь в теплице. Динамическое количество в два раза больше удобреном участке раста а наиболее развившиеся конкурентами (заста) для медленно растущих растений. ренции захвата высоко участка растения крупции ниже, в стадии зрелости. Средняя зависимость. Среднее растение (и наоборот) или как квадрат линейной высоты, тогда как куб линейных размеров изменяется как степенное (табл. 2-3, 4). Изменен

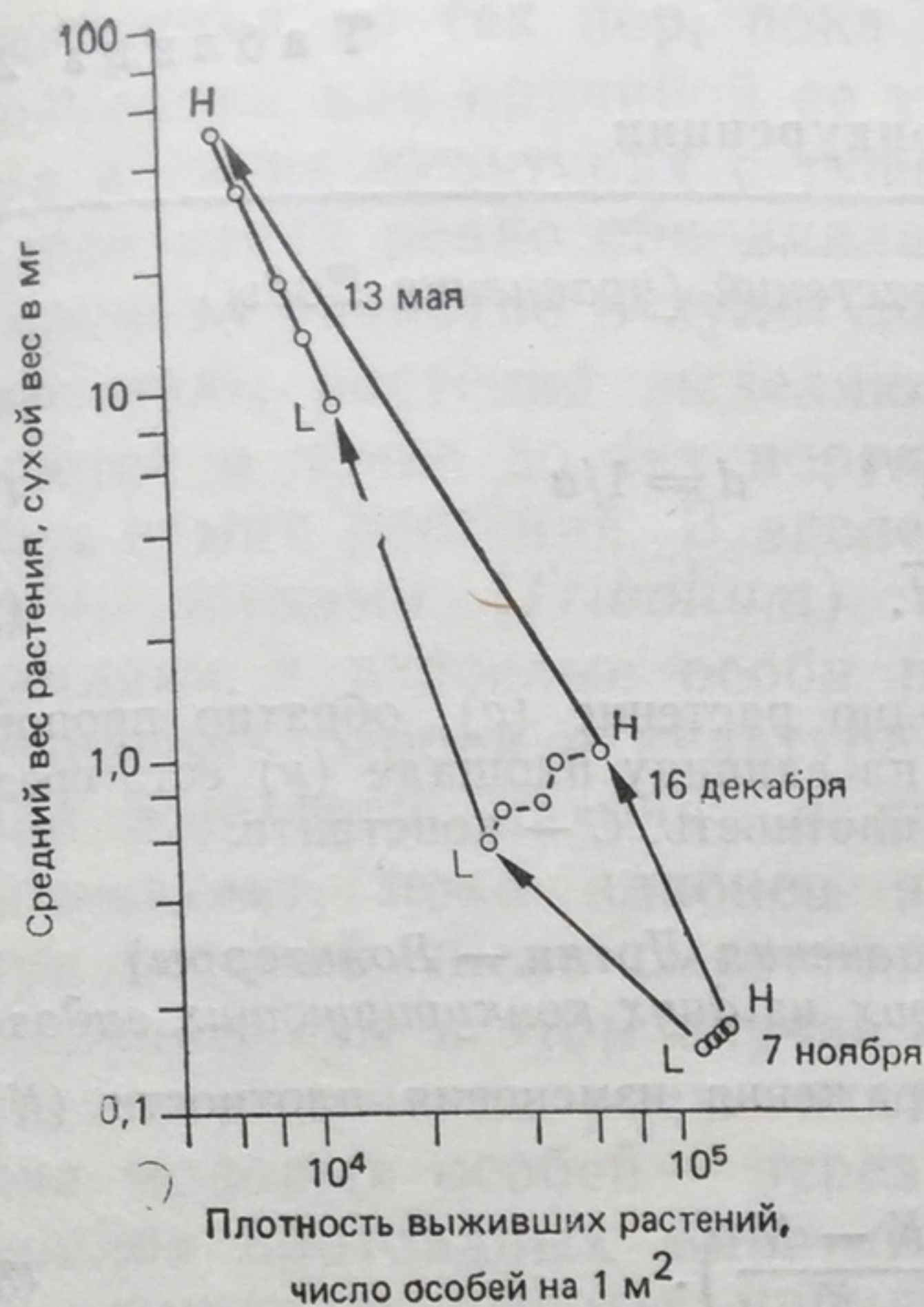


Рис. 2-8. Плотность и средний вес растения. Влияние конкуренции показано для популяций *Erigeron canadensis*, выращенных на почвах с пятью уровнями плодородия (от высокого *H* до низкого *L*), созданных путем внесения удобрений N-P-K-Mg в соотношении 5:4:3:2:1. Обе оси — логарифмические. (С изменениями по: Yoda et al. «J. Biol. Osaka Univ.», 14, 1963, p. 107.)

с количеством выпадающих осадков и условиями конкуренции с соседними растениями пустынные однолетники могут вырасти и до высоты 2 см и дать семена от единственного цветка, и до высоты 20 см, продуцируя семена из 30 цветков.

Способность растений изменять размеры создает вероятность парадоксальных результатов конкуренции — уменьшение плотности популяции при увеличении ресурса среды. Предположим, что растения растут на двух делянках равной площади в теплице. Делянки идентичны, и на них посеяно одинаковое количество семян, но один участок получает в два раза больше удобрений, чем другой. Растения на более удобренном участке растут быстрее и до больших размеров, а наиболее развившиеся среди них особи оказываются сильными конкурентами (за свет, за воду, за питательные вещества) для медленно растущих. Смертность при такой конкуренции захвата высока, и до стадии зрелости доживает лишь небольшое число крупных растений. На менее удобренном участке растения растут медленнее, смертность от конкуренции ниже, в стадии зрелости оказывается значительное число мелких растений. Плотность и средний вес растения связаны между собой экспоненциальной, или логарифмической, зависимостью. Средняя площадь, приходящаяся на одно растение (и обратно пропорциональная плотности), изменяется как квадрат линейных размеров, таких, как диаметр или высота, тогда как средний вес растения изменяется как куб линейных размеров. Получаем, что средний вес растения изменяется как степень $3/2$ от средней площади на одно растение или как степень $-3/2$ от величины плотности (табл. 2-3, А). Изменения плотности и веса во времени пока-

Уравнение конкуренции

А. Внутривидовая конкуренция у растений (уравнение Йоды)

Средний вес и площадь на одну особь

$$w = Ca^{3/2} = C/d^{3/2} \quad d = 1/a \quad (1)$$

$$y = wd = C/\sqrt{d}. \quad (2)$$

Средняя площадь, приходящаяся на одно растение (a), обратно пропорциональна плотности (d); средний вес на единицу площади (y) есть средний вес растения (w), умноженный на плотность. C — константа.

Б. Межвидовая конкуренция (уравнения Лотки — Вольтерры)
в условиях выживания одного или обоих из двух конкурирующих видов

Дано логистическое уравнение для выражения изменения плотности (N) во времени (t):

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right). \quad (3)$$

Пусть виды 1 и 2 каждый имеют свои скорости роста (r_1 и r_2) и допустимые численности (K_1 , K_2), а коэффициенты конкуренции (α_1 , α_2) характеризуют воздействие одного вида на другой, тогда

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_1 N_2}{K_1} \right), \quad (4)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_2 N_1}{K_2} \right). \quad (5)$$

Результат конкуренции определяется значениями коэффициента конкуренции и допустимой численности:

$$\alpha_1 < K_1/K_2 \quad \alpha_2 > K_2/K_1 \quad \text{Выживает только вид 1.} \quad (6)$$

$$\alpha_1 > K_1/K_2 \quad \alpha_2 < K_2/K_1 \quad \text{Выживает только вид 2.} \quad (7)$$

$$\alpha_1 > K_1/K_2 \quad \alpha_2 > K_2/K_1 \quad \text{Выживает один или другой вид.} \quad (8)$$

$$\alpha_1 < K_1/K_2 \quad \alpha_2 < K_2/K_1 \quad \text{Выживают оба вида.} \quad (9)$$

заны на рис. 2-8 при пяти, а не двух уровнях плодородия почвы. На графике с логарифмическими масштабами на обеих осях плотность и средний вес растений в стадии спелости, размещенных на пяти делянках, представлены прямой линией с наклоном, приближающимся к $-3/2$.

Некоторые другие эффекты скученности проявляются в зависимости от плотности. Под чрезмерной плотностью мы понимаем плотность, при которой отрицательное воздействие особей друг на друга превращается во вредный и ограничивающий фактор для популяции, но не все такие воздействия связаны с конкуренцией. В некоторых экспериментальных культурах животных отбросы их жизнедеятельности нака-

2-3

пливаются до тех пор, пока не станут ограничителем роста популяции или причиной ее угасания. Такие эффекты наблюдал в своих культурах с туфельками Г. Ф. Гаузе в случаях, когда среда редко обновлялась. Отбросы могут также лимитировать развитие в культурах грибов и бактерий, а некоторые виды растений выделяют вещества, которые аккумулируются в почве до тех пор, пока не начинают ингибировать рост самих растений. В экспериментальных культурах с мучными жуками (*Tribolium*), изучавшихся Томасом Парком, личинки и взрослые особи поедали яйца и куколки. Когда плотность особей в культуре увеличивается, частота, с которой животные находят и поедают яйца и куколки, также возрастает, пока наконец не будет достигнута плотность, при которой число смертей уравнивается числом рождений. Каннибализм в этом случае есть функция плотности и вызывает ограничение роста и стабилизацию популяций. Поедание молодых особей — нередкое явление в природных популяциях плотоядных животных, ведущее у некоторых из них к снижению высоты популяционных пиков. У некоторых позвоночных чрезмерная плотность в лабораторных экспериментах порождала симптомы стресса, в том числе эндокринные изменения, возрастание агрессивности, отсутствие заботы о потомстве или убийство молодых особей. Не вполне ясно, какие из результатов этих лабораторных наблюдений можно распространить на природные популяции, которые в основном имеют более низкие плотности, чем лабораторные культуры. Однако множество неблагоприятных последствий: не только самоистощение ресурсов, сопровождаемое задержкой в росте или увеличением смертности, но и токсикация окружающей среды, самоагрессия или каннибализм, социальная или репродуктивная несостоятельность — может эффективно воздействовать на популяцию, которая увеличивается в размерах до тех пор, пока ее численность не становится чрезмерной.

(1)
(2)
пор-
ред-
дов
(N)
(3)
усти-
акте-
(4)
(5)
урен-
(6)
(7)
(8)
(9)

В некоторых экспериментах, проводившихся Г. Ф. Гаузе, рассматривалась также межвидовая конкуренция. Два вида *Paramecium* вводились в равных количествах в культуру с бактериями в качестве пищи и с достаточно постоянной средой. Обе популяции росли до тех пор, пока пищи для поддержания их роста стало недостаточно. Нет двух видов, которые имеют идентичные популяционные функции. Один вид будет быстрее добывать пищу, обладать более интенсивным ростом, лучшей жизнестойкостью, чем другой. Один вид будет иметь преимущества в конкуренции с другим при данных условиях среды. Только в экспериментальной культуре может содержаться так много туфелек. Из двух видов, связанных прямой конкуренцией в пределах в основном неизменного уровня ресурсов среды, один вид растет до своей допу-

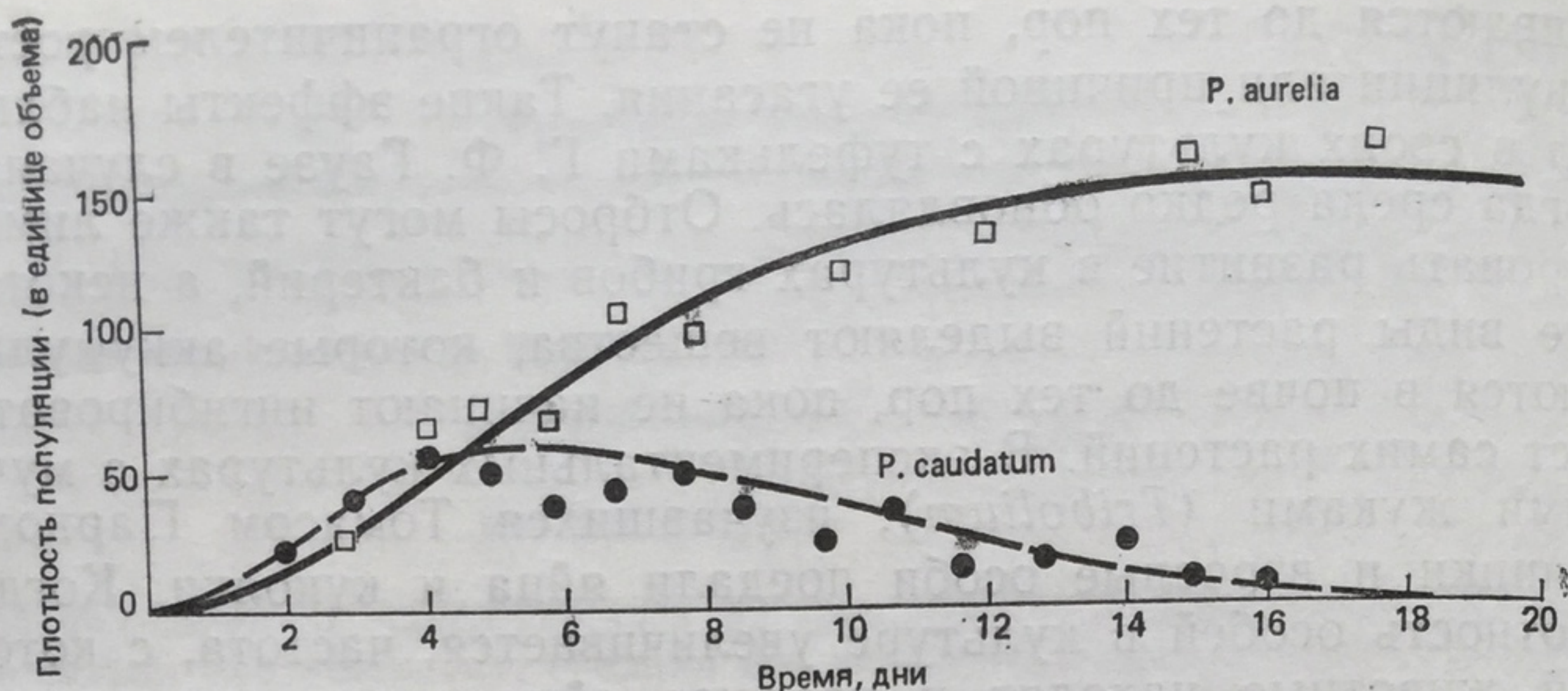


Рис. 2-9. Конкуренция между двумя видами *Paramecium*. Виды непосредственно конкурируют между собой в экспериментальной культуре, и численность одного из них снижается до полного исчезновения. (По: G. F. Gause. The Struggle for Existence (Reprint, 1964). New York, 1934.)

стимой численности, в то время как другой подавляется вплоть до угасания в культуре (рис. 2-9).

Г. Ф. Гаузе стремился модифицировать эксперимент в направлении, которое обеспечивало бы выживание обеих популяций. В одной серии опытов удалялись определенные части культуры; тифельки извлекались из этой жидкости, и жидкость без тифелек вновь возвращалась в культуру. Это удаление части популяции было подобно воздействию хищника, которое не зависит от плотности популяции жертвы. Такое независимое от плотности хищничество не делает культуру стабильной и не допускает выживания обоих видов. В других экспериментах вместо *Paramecium caudatum* для конкуренции с *P. aurelia* помещалась *P. bursaria*. *P. bursaria* могла выжить, находясь в придонной части культуры, в то время как только *P. aurelia* сохранялась во всем остальном объеме культуры. Таким образом, пространственное разделение этих двух видов внутри культуры могло обеспечить возможность сосуществования, при котором ни один из видов не погибал.

Уравнения конкуренции были предложены А. Лоткой и В. Вольтеррой (табл. 2-3, Б). Пусть рост каждой популяции известен в соответствии с уже заданным логистическим уравнением и пусть каждый из видов имеет свою собственную допустимую численность (K_1 и K_2), а их плотности находятся в равновесии в культуре при отсутствии других видов. Рост популяции 1 теперь лимитирован не только воздействием $(1 - N_1/K_1)$, но и воздействиями другого вида, отсюда возникают ограничения типа $(1 - N_1/K_1 - \alpha_1 N_2/K_1)$ или $1 - (N_1 + \alpha_1 N_2)/K_1$. В последнем выражении предполагается, что, как только эквиваленты плотности (и использования ресурса) для видов 1 и 2 вместе приближаются

к K_1 , рост популяции вида 1 должен прекратиться. Величина α_1 — это коэффициент конкуренции, который выражает лимитирующее воздействие вида 2 на рост вида 1; α_2 — соответственно лимитирующее влияние вида 1 на рост вида 2. Эти уравнения, подобно логистическим, на которых они основаны, слишком просты, чтобы быть реалистическими для многих природных популяций, но их использование все же представляет интерес.

Уравнения не приводят к одному-единственному итогу, и в табл. 2-3, Б показаны разные результаты конкуренции в зависимости от соотношений α_1 , α_2 , K_1 , K_2 . Из четырех возможных вариантов три предполагают, что один из видов будет угасать, то есть вести себя по типу, наблюдавшемуся в первых экспериментах Гаузе. Последний случай более интересен: два вида могут выжить при совместном равновесном существовании. В этом случае каждый из видов ограничивает рост своей собственной популяции в большей мере, чем рост популяции другого вида. Это наблюдается, например, когда виды пространственно разделены в культуре, так что один вид лимитируется только своей собственной внутривидовой конкуренцией в одной части культуры, а другой — соответственно в другой части культуры. В этом случае возможна устойчивая конкуренция, так как виды делят пространство культуры между собой таким образом, что каждый вид более удачно конкурирует в своей собственной части культуры. Так было в эксперименте с *Paramecium aurelia* и *P. bursaria*. Виды *P. aurelia* и *P. caudatum*, напротив, не делят пространство или ресурсы в культуре между собой, и поэтому менее сильный конкурент (*P. caudatum*) в конце концов погибает.

Таким образом, межвидовая конкуренция в своей простейшей форме не является средством популяционного контроля и стабильности; она часто ускоряет развитие популяции в направлении к неустойчивости, что приводит к гибели популяции. Тем не менее она также является двигателем эволюции в направлении выживания посредством дивергенции взаимоотношений видов со средой и друг с другом. Если в сообщество добавляется новый вид при расширении его ареала или при переносе на остров, где он ранее не встречался, то он может стать конкурентом одного из уже присутствующих в сообществе видов. Если новый вид — более сильный конкурент, то он в состоянии ослабить местный вид, приведя его к гибели в данном месте. Однако слабый конкурент не погибает, если он встречается также и в другом сообществе, к которому более сильный конкурент не приспособлен, или если слабый конкурент эволюционирует таким образом, что его популяция приспособляется также и к сообществу, отличному от того, которое теперь занимает более сильный вид.

В этих случаях конкуренция ведет не к уничтожению, а к дифференциации распределений видов.

На скалистых берегах Шотландии встречаются два вида усоногих рачков: один в верхней, а другой в нижней части зоны прилива. Один из видов, *Balanus balanoides*, в состоянии жить во всей зоне прилива, другой, *Chthalamus stellatus*, — может встречаться в широком диапазоне приливной зоны, но его популяция сосредоточена на более высоких уровнях по сравнению с *Balanus*. Там, где два вида встречаются вместе, *Chthalamus* ограничен в распространении верхней частью полосы прилива из-за конкуренции с *Balanus*, который выступает как более сильный конкурент в средней и нижней частях приливной зоны. Таким образом, два вида усоногих рачков могут выжить на одном и том же берегу, так как каждый из них лучше приспособлен к определенным условиям береговой среды, чем другой.

Такая приспособительная дифференциация проявляется и среди растений. Почвы, сформировавшиеся на серпентинитах, имеют специфичный химический состав, о чем будет говориться далее, в главе 6. Многие виды растений не могут расти на этих почвах, а некоторые, произрастающие и на серпентинитах и вне их, имеют генетически различные популяции (экотипы), приспособленные к произрастанию на двух разных почвах. Некоторые виды поселяются только на серпентинитах. Эксперименты с ними показали, что они хорошо растут в садах и на несерпентинитовых почвах, но они не могут расти на подобных почвах, занятых другими растениями, из-за конкуренции с этими растениями. *Chthalamus* и растения серпентинитов способны обитать в специфических (и относительно экстремальных) условиях среды, к которым они приспособились и которые полностью непригодны или ограничивают встречаемость других видов. *Chthalamus* и виды серпентинитов исключаются из других, явно более благоприятных условий среды конкуренцией с другими видами. Таким образом, конкуренция регулирует распределение видов способами, которые нельзя понять без учета поведения видов в отсутствие конкуренции.

Хищничество

Типичное хищничество встречается тогда, когда одно животное (хищник) ловит, убивает и поедает другое, менее удачливое животное (жертву). Для обсуждения взаимодействий популяций в более общем виде нам необходимо и более широкое определение хищничества, а именно: любое умерщвление с целью использования как пищи организмов одного вида организмами другого вида. Поимка кролика лисой — это, разумеется, хищничество, но хищничеством яв-

ляется и
ными кле
Хищники
комые за
Паразиты
становится
тается ес
превращае
является с

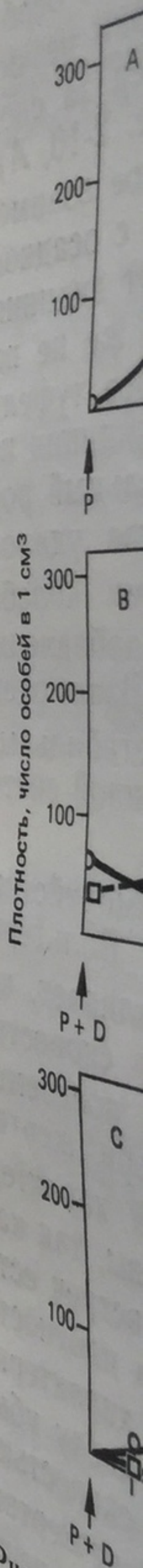


Рис. 2-10. Взаимодействие между *Didinium* и *Paramecium*. А. В отсутствие хищника *Didinium* размножается. Б. В присутствии *Paramecium* *Didinium* размножается, но *Paramecium* убивает *Didinium*. В. В присутствии *Paramecium* *Didinium* размножается, но *Paramecium* убивает *Didinium*.

ляется и захват мух сарациней, поедание водными животными клеток водорослей, потребление желудей белками. Хищники связаны переходами с паразитами, и многие насекомые занимают промежуточное положение между ними. Паразитическая оса может отложить яйцо в гусеницу, яйцо становится личинкой, которая живет в теле гусеницы и питается ее тканями до тех пор, пока не убьет ее. Личинка осы превращается в куколку, из которой позже появится оса. Оса является одновременно и паразитом и хищником одной-един-

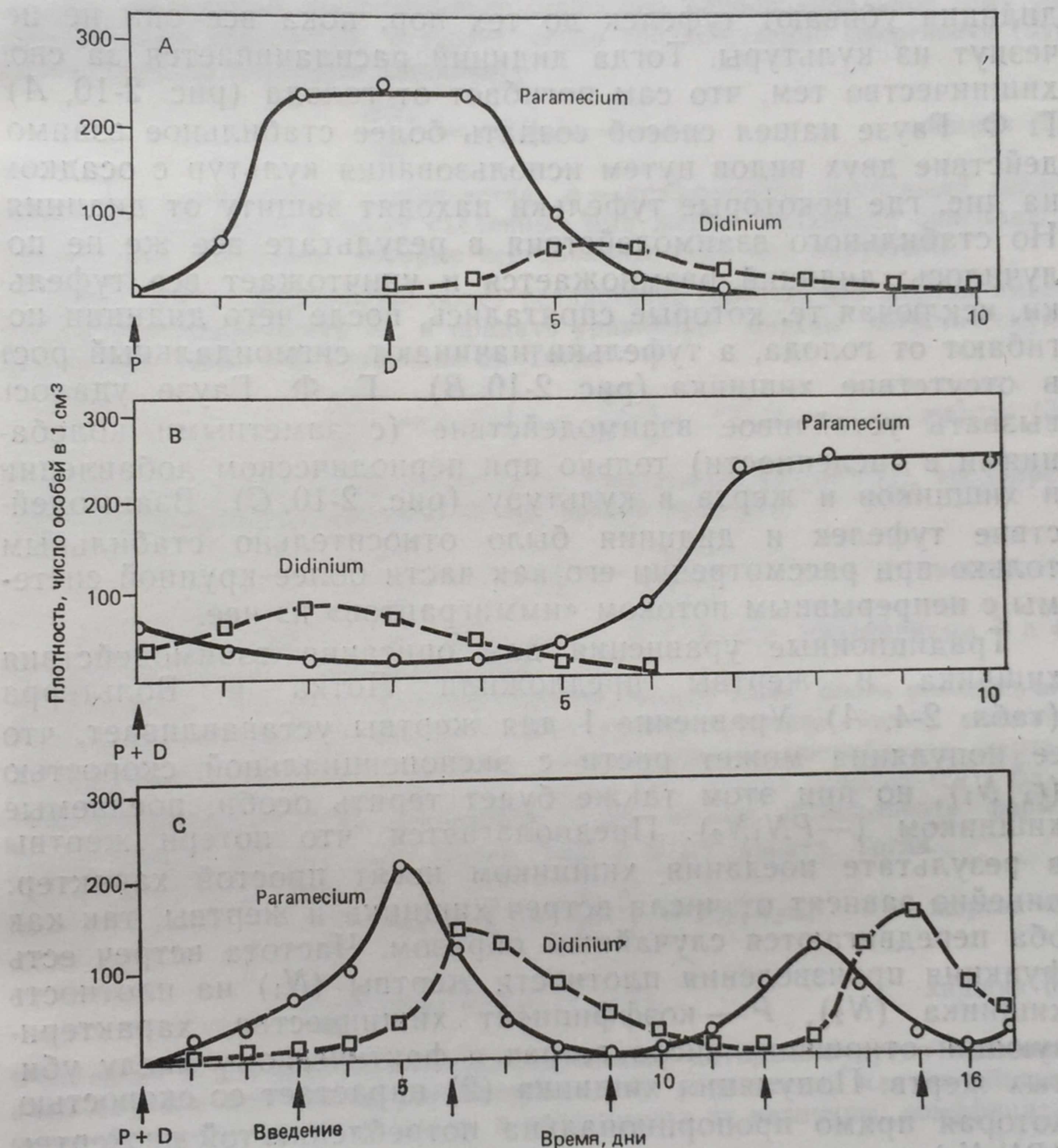


Рис. 2-10. Взаимодействие по типу хищник — жертва между *Paramecium* и *Didinium*. А. Введение *Paramecium* (P) и *Didinium* (D) в культуру при отсутствии убежища для *Paramecium*. В. *Paramecium* и *Didinium* вносятся одновременно (P + D) плюс осадок, играющий роль убежища для *Paramecium*. С. *Paramecium* и *Didinium* вводятся одновременно каждые три дня, что препятствует вымиранию одного из видов и способствует возникновению циклических колебаний системы хищник — жертва. (По: G. F. Gause. 1934, с изменениями.)

ственной жертвы. Насекомые с такой структурой хищничества, как паразитирование на личинках, называются *паразитоидами*. Здесь нас интересуют любые типы хищничества, влияющие на смертность особей в популяции.

Для иллюстрации вновь удобно использовать работу Г. Ф. Гаузе. В культуру с *Paramecium caudatum* он вводил особи *Didinium nasutum*, небольших размеров хищника из простейших. Этот хищник прикрепляется к туфельке и затем проглатывает ее. Однажды введенный в культуру туфельки *Didinium* питается туфельками, размножается, и новые особи дидиния убивают туфелек до тех пор, пока все они не исчезнут из культуры. Тогда дидиний расплачивается за свое хищничество тем, что сам погибает от голода (рис. 2-10, А). Г. Ф. Гаузе нашел способ создать более стабильное взаимодействие двух видов путем использования культур с осадком на дне, где некоторые туфельки находят защиту от дидиния. Но стабильного взаимодействия в результате все же не получилось: дидиний размножается и уничтожает все туфельки, исключая те, которые спрятались, после чего дидинии погибают от голода, а туфельки начинают сигмоидальный рост в отсутствие хищника (рис. 2-10, В). Г. Ф. Гаузе удалось вызвать устойчивое взаимодействие (с заметными колебаниями в численности) только при периодическом добавлении и хищников и жертв в культуру (рис. 2-10, С). Взаимодействие туфелек и дидиния было относительно стабильным только при рассмотрении его как части более крупной системы с непрерывным потоком «иммигрантов» из нее.

Традиционные уравнения для описания взаимодействия хищника и жертвы предложили Лотка и Вольтерра (табл. 2-4, А). Уравнение 1 для жертвы устанавливает, что ее популяция может расти с экспоненциальной скоростью ($r_1 N_1$), но при этом также будет терять особи, поедаемые хищником ($-PN_1N_2$). Предполагается, что потери жертвы в результате поедания хищником носят простой характер: линейно зависят от числа встреч хищника и жертвы, так как оба передвигаются случайным образом. Частота встреч есть функция произведения плотности жертвы (N_1) на плотность хищника (N_2), P — коэффициент хищничества, характеризующий отношение числа встреч к фактическому числу убитых жертв. Популяция хищника (2) нарастает со скоростью, которая прямо пропорциональна потреблению той же жертвы (PN_1N_2), но увеличенной в a раз, где a — коэффициент, относящий количество вновь рожденных хищников к числу съеденных жертв. Предполагается, что хищники, кроме того, умирают ($-d_2N_2$) со скоростью, соразмерной с их плотностью (N_2). Эти уравнения слишком просты для реальных взаимодействий хищник — жертва, но все же любопытно рассмотреть их более пристально.

Уравнения хищничества

А. Уравнения Лотки — Вольтерры Жертва увеличивает число своих особей в соответствии со своей внутренней скоростью роста (r_1), умноженной на плотность жертвы (N_1), и теряет число особей со скоростью, которая пропорциональна числу встреч особей хищника и жертвы, то есть равна произведению плотности жертвы на плотность хищника (N_2):

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - P N_1 N_2 \quad \text{жертва (1)}$$

Хищник увеличивает число особей со скоростью, пропорциональной тому же произведению плотностей, и теряет особи соответственно смертности (d_2) умноженной на плотность хищника:

$$\frac{dN_2}{dt} = a P N_1 N_2 - d_2 N_2. \quad \text{хищник (2)}$$

Здесь P — коэффициент хищничества, a — коэффициент, относящий число рождений хищников к числу съеденных ими жертв. Уравнения описывают циклические колебания, которые нестабильны, если они нарушены.

Б. Допустимая численность. Более реалистично считать, что жертва имеет допустимую численность K_1 , и придать уравнению жертвы логистическую форму (см. табл. 2-2, уравнение 5). Тогда

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - P N_1 N_2. \quad \text{жертва (3)}$$

Если хищник также имеет допустимую численность ($K_2 = b N_1$), предопределенную плотностью жертвы, то мы можем записать:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{b N_1}\right). \quad \text{хищник (4)}$$

Взаимодействия, описанные уравнениями 3 и 2 или уравнениями 3 и 4, имеют устойчивые точки равновесия.

В. Насыщение хищника. Равным образом, может быть, более реалистично считать, что существует предел количеству жертв, которые особь хищника в состоянии потребить, и отразить уменьшающееся потребление жертвы (в расчете на каждую жертву), как только этот предел приблизится к фактору насыщения C . Для вычисления C мы можем использовать формулу $(1 - e^{-c N_1})/N_1$ Ивлева либо формулу $D/(D + N_1)$ Голлинга. Тогда

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - P N_1 N_2 C, \quad \text{жертва (5)}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = a P N_1 N_2 C - d_2 N_2. \quad \text{хищник (6)}$$

Уравнения 5 и 6 описывают взаимодействия, которые будут в большинстве случаев или иметь устойчивую точку равновесия, или колебаться в устойчивом предельном цикле в зависимости от величины коэффициентов.

Г. Убежище жертвы. Эффект убежища для жертвы может быть наиболее просто описан, если обозначить количество особей жертвы, спасающихся от хищника, через B и заменить $N_1 N_2$ на $(N_1 - B) N_2$ в каждом из уравнений и для хищника и для жертвы. Потребляется только избыток спрятавшейся жертвы ($N_1 - B$), а $(N_1 - B) N_2$ заменяется на нуль, когда N_1 становится меньше B . Использование эффекта укрытия в уравнениях 1 и 2 отражает взаимодействие с устойчивой точкой равновесия.

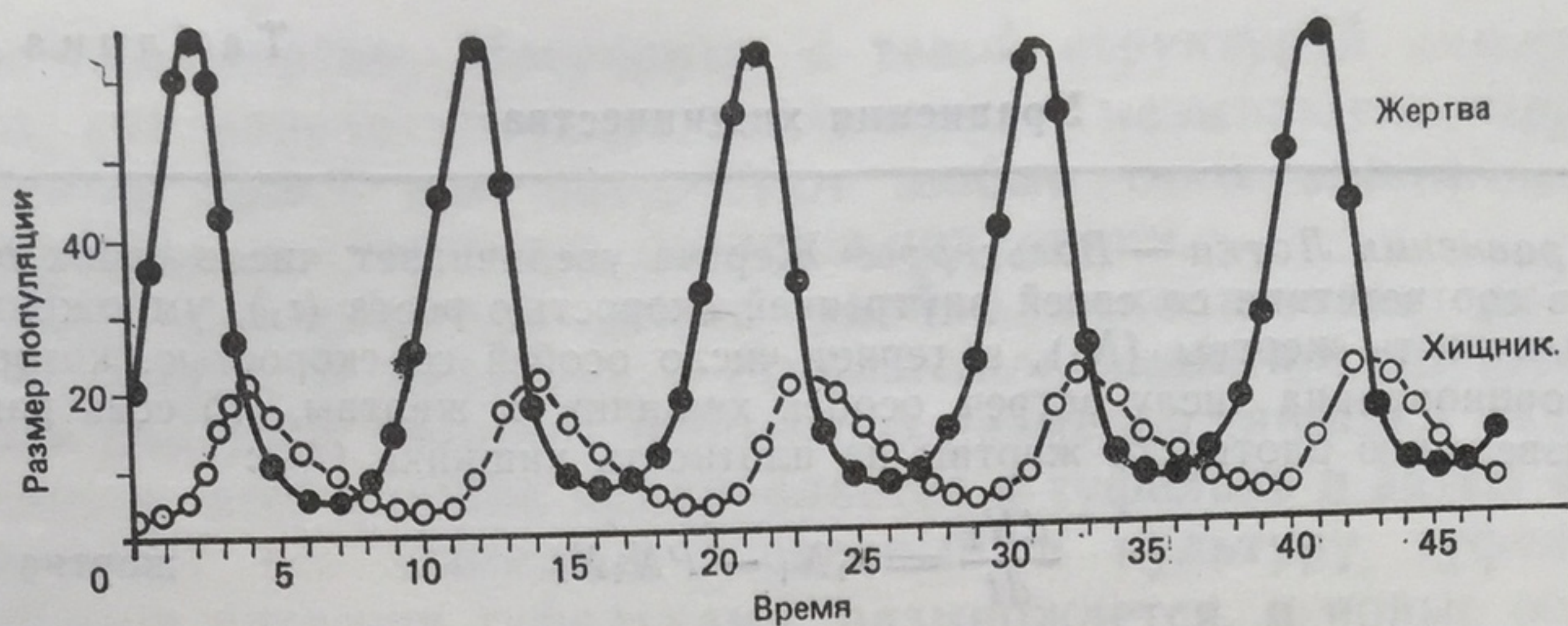


Рис. 2-11. Популяционные циклы гипотетической системы хищник — жертва в соответствии с уравнениями Лотки — Вольтерры (см. табл. 2-4, А). (С. J. Krebs. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. New York, 1972.)

Они не подразумевают стабильной популяции. Вместо этого они описывают циклические колебания численности хищника и жертвы (рис. 2-11). В каждом цикле, как только увеличивается популяция жертвы, начинает расти и популяция хищника. Она превышает численность жертвы, потребляет кормовой ресурс больше нормы для поддержания своей стабильности, отчего размер популяции жертвы снижается. Теперь численность хищника следует за убыванием численности жертвы до тех пор, пока уровень плотности хищника не станет таким низким, что популяция жертвы начинает вновь возрастать, и в дальнейшем хищник снова принимается следовать этому движению вверх. Если считать условия окружающей среды постоянными, тогда интенсивность, или амплитуда, циклов — разница между «пиком» и «дном» плотности — будет определяться начальной плотностью и останется неизменной. В этом случае популяции хищника и жертвы могут испытывать циклические колебания своей численности вечно.

Велик соблазн использовать эти уравнения для интерпретации циклов в природе, таких, например, как колебания численности зайца-беляка и его хищника — рыси (см. рис. 2-2). В такой интерпретации имеются свои трудности. Возраст рысей при первой репродукции больше, чем возраст зайцев, а количество молодых особей в помете — меньше. В этой ситуации рыси присуща меньшая скорость роста популяции r по сравнению с зайцем; вероятно, вообще невозможна ситуация, при которой популяция рыси могла бы догнать в росте популяцию зайца. Поэтому рыси не могут контролировать численность зайца. Такие же трудности возникают при описании взаимодействий мелких млекопитающих-жертв с хищниками, которые крупнее их, но размножаются медленнее. Некоторые из этих взаимодействий, видимо, предполагают существование такой популяции жертвы, которая растет без контроля со стороны хищника (числен-

ность хищника при этом также возрастает, но медленнее) до тех пор, пока не достигнет пределов своего роста (определяемых неизвестными причинами). Теперь возрастающая популяция хищника получает возможность питаться уменьшающейся в размерах популяцией жертвы и тем самым ускорять это уменьшение. Популяция хищника может циклически изменяться в ответ на колебание численности жертвы, но на самом деле популяция жертвы не контролируется хищником.

Для описания этих и других взаимодействий уравнения хищничества Лотки — Вольтерры явно неадекватны. Все популяции подвержены воздействию ряда природных ограничителей (или емкости данной среды), но ни один из них не учитывается в этих уравнениях. В них не делается поправок ни на существование убежищ, которые предохраняют от гибели часть популяции жертвы, ни на то обстоятельство, что хищник может съесть лишь столько жертв, сколько он их встретит, ни на зависимость изменения смертности хищника от запасов пищи и т. д. и т. п. Более того, циклы, описываемые уравнениями 1 и 2, являются «стабильными» только в наиболее искусственных условиях. В постоянной среде амплитуды колебаний остаются постоянными, но природная среда на самом деле не является таковой. Любые флуктуации условий среды увеличивают амплитуду циклов. В непрерывно флуктуирующей среде амплитуды циклов увеличиваются до тех пор, пока описываемые уравнениями 1 и 2 популяции не погибнут. Таким образом, уравнения хищник — жертва (уравнения Лотки — Вольтерры) оказываются далекими от реальных популяций. Некоторые модификации, которые могут быть использованы, чтобы сделать эти уравнения более реалистичными, показаны в табл. 2-4, Б — Г.

Среди модификаций, которые должны быть введены, одни уменьшают, а другие, напротив, увеличивают стабильность взаимодействия. Так, запаздывания реакции популяции хищника на изменения размера популяции жертвы имеют тенденцию придавать взаимодействию нестабильность. Запаздывания во времени (потому, что увеличение плотности жертвы не сразу отражается на скорости размножения хищника, или потому, что необходимо время для того, чтобы хищник изменил свое поведение в условиях большего обилия пищи) являются обычными во взаимоотношениях хищник — жертва. Другие модификации, указанные в табл. 2-4, ведут к стабильности взаимодействия. Ограничение популяции жертвы уровнем допустимой численности ведет обычно к усилению стабильности взаимодействия. Если мы зададим допустимую численность жертвы согласно уравнению 3 в табл. 2-4, а в отношении хищника используем уравнение 2, то принятые уравнения опишут устойчивое взаимодействие. Плотности хищника и жертвы в этом взаимодействии будут оставаться

постоянными, если постоянными останутся условия внешней среды. Если такая устойчивость нарушится флуктуациями среды, то популяции хищника и жертвы будут возвращаться от своих измененных плотностей к одним и тем же постоянным плотностям. Этот тип взаимодействия имеет так называемую *устойчивую точку равновесия*, в направлении к которой плотности хищника и жертвы конвергируют после начала флуктуаций. Если мы зададим допустимую численность для хищника в зависимости от плотности жертвы, согласно уравнению 4 в табл. 2-4, то взаимодействие стабилизируется и тогда, когда жертва имеет допустимую численность (уравнение 3) и когда она ее не имеет (равенство 1). Вместо логистического мы можем модифицировать уравнение 2 для случая, при котором хищники все более интенсивно умирают от истощения, так как разрыв между их плотностью и плотностью жертвы все возрастает. Если для выражения этого эффекта мы заменим категорию отмирания, взяв отношение плотностей хищника и жертвы ($-d_2 N_2 / N_1$), на категорию отмирания ($-d_2 N_2$) в уравнении 2, то комбинация уравнения 1 с этой модификацией 2 будет иметь устойчивую точку равновесия. Если часть популяции жертвы защищена от хищника в укрытиях (табл. 2-4, Г), взаимодействие может также оказаться стабильным (даже если этого не было в эксперименте Г. Ф. Гаузе с донным осадком в качестве убежища для туфелек). Если иммиграция способна восстановить локальные популяции, которые подвержены колебаниям, ведущим к их гибели, тогда в целом для большого района, включающего множество локальных популяций, нестабильность может быть уменьшена за счет воздействия миграции (отметим эксперимент Г. Ф. Гаузе с непрерывным вводом в культуру туфелек и дидиния).

Другие модификации могут быть следствием особенностей поведения хищника. Число особей жертвы, которое хищник в состоянии потребить в данное время, имеет свой предел. Эффект насыщения хищника при приближении к этому рубежу показан в табл. 2-4, В. Взаимодействия, описываемые уравнениями 5 и 6, могут иметь устойчивые точки равновесия или обнаруживать циклические колебания. Однако такие циклы отличаются от тех, какие отражены в уравнениях Лотки — Вольтерры 1 и 2. Циклы, передаваемые уравнениями 5 и 6, могут иметь постоянную амплитуду и средние плотности, пока среда постоянна; после того как произошло нарушение, они могут вернуться к прежним амплитудам и средним плотностям. Такие циклы, которые восстанавливаются после нарушений, называются *устойчивыми предельными циклами*. Взаимодействие зайца и рыси можно считать устойчивым предельным циклом, но это не цикл Лотки — Вольтерры.

Таким образом, ряд направлений в поведении реальных популяций может способствовать относительной стабильности взаимодействий хищник — жертва. Стабилизирующим эффектам противостоят влияние флуктуаций окружающей среды, нарушающих взаимодействия, и несоответствие присутствующих популяциям многих хищников и жертв скоростей увеличения плотности. Уравнения в табл. 2-4, кроме равенства 4, не отражают ни влияния временного запаздывания, ни, исключая уравнение 4, влияния увеличения собственных хищнику скоростей размножений (r_2). Предполагается (если не брать во внимание уравнение 4), что скорость роста популяции хищника непосредственно определяется частотой встреч хищник — жертва (aPN_1N_2), а встречи зависят от допустимой численности хищника, или его сытости, или наличия убежища для жертвы. Многие типы взаимодействий, отраженные в табл. 2-4, Б—Г, становятся менее стабильными, если хищник ограничен собственной ему скоростью роста популяции, которая медленнее, чем та же величина у жертвы. Здесь мы снова укажем на сущность ограничений для популяций: эффект зависимости устойчивости популяции от плотности. Популяция жертвы не стабилизируется, если хищник заберет 50% числа жертв; безразлично, произойдет ли это при высокой или низкой плотности популяции (независимое от плотности хищничество). Стабилизация жертвы будет много слабее, если медленно растущая популяция хищника берет 50% количества жертв при низкой плотности и только 30% при высокой (хищничество, связанное с плотностью обратной зависимостью). Популяция жертвы может быть стабилизирована, если хищник берет 20% числа жертв при низкой плотности и 80% при высокой плотности. Стабильность возможна, если *относительные* (в %) потери жертвы из-за поедания ее хищником растут, как растет и плотность жертвы. При зависящем от плотности хищничестве жертва получает «сигнал» отрицательной обратной связи в форме возрастающей смертности по мере увеличения плотности ее популяции.

Хищничество, зависящее от плотности, может быть следствием эффекта убежища, табл. 2-4, Г. Оно может иметь в основе два явления, которые не моделировались в таблице и более созвучны железнодорожному транспорту, чем экологии: *укладка путей* (мы скажем ниже «преследование») и *переключение на другой путь*. Контроль популяции жертвы хищником возможен, если хищник «преследует» жертву и при этом не только изменяет свою численность при увеличении популяции жертвы, но и нагоняет и перегоняет ее за счет более быстрого роста. Контроль возможен, если достаточно большая популяция хищника, который до того времени не преследовал данную жертву, переключается с питания другими видами на

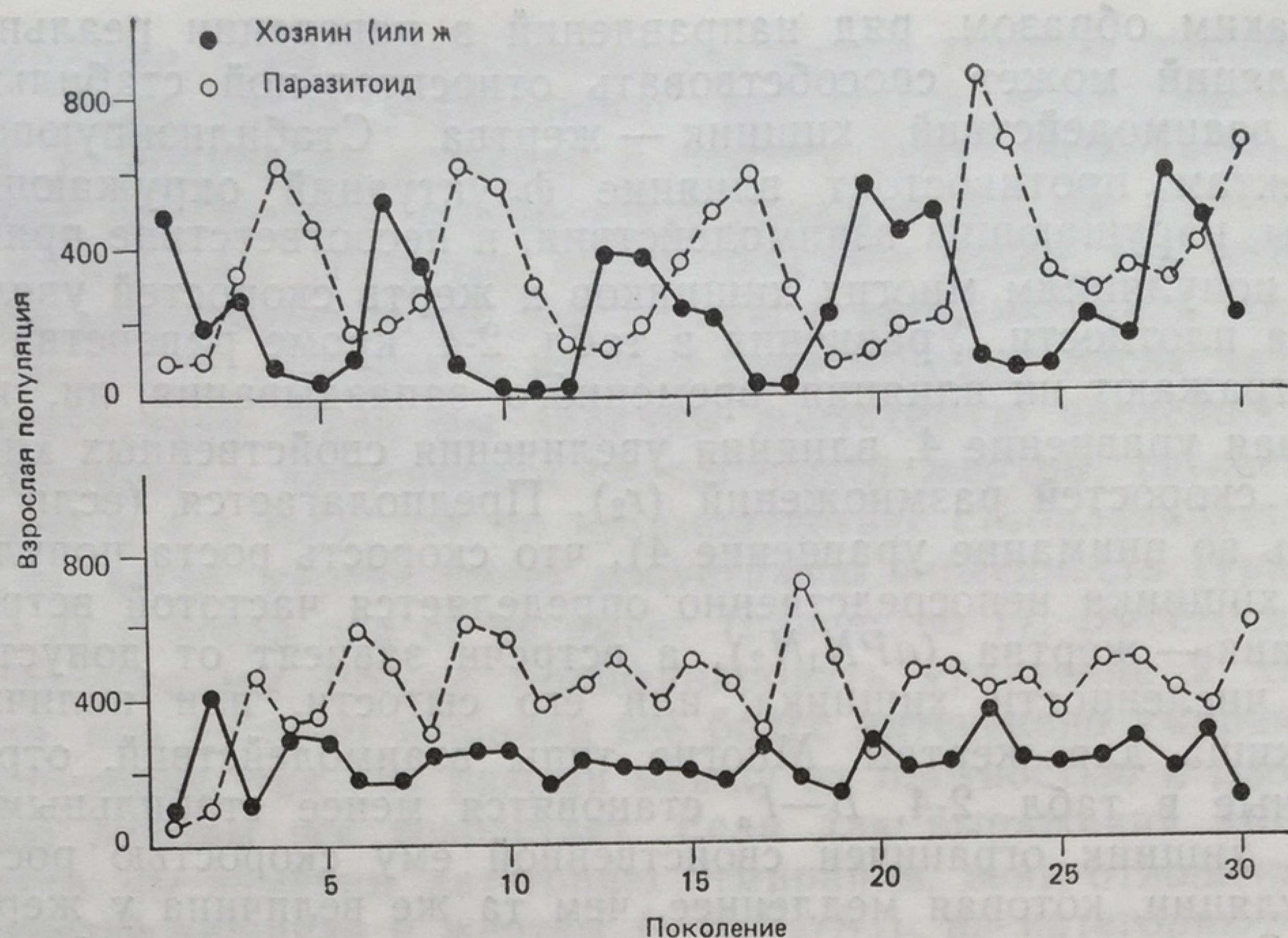


Рис. 2-12. Влияние скорости возобновления хищника на жертву. *Вверху.* Паразитоид размножается медленно, и запаздывание в увеличении его численности способствует повышению численности жертвы, вызывая циклические колебания взаимообусловленной системы хищник — жертва (см. рис. 2-11). *Внизу.* Когда паразитоид воспроизводится быстро, он стабилизирует популяцию жертвы. Хозяином (или жертвой) в обоих случаях является личинка зерновки фасолевой (*Callosobruchus chinensis*), пораженная двумя видами паразитоидных ос: *Heterospilus prosopidus* (вверху) и *Neocatolaccus tamezophagus* (внизу). (По: S. Utida, «Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology», 22, 1957, p. 139—151.)

питание жертвой, как только ее популяция станет увеличиваться. Контроль возможен, если численность хищника увеличивается медленнее, чем жертвы, и если он переключается на питание ею.

Преследование возможно для некоторых представителей большой группы хищников, названных нами паразитоидами. Паразитические насекомые, большинство которых — это мелкие осы и мухи, имеют жизненный цикл, который может иметь ту же длительность или быть короче, чем жизненный цикл хозяев. Самки паразитоидов отыскивают хозяев, чтобы отложить яйца, и каждая самка в состоянии отложить десятки и даже сотни яиц. Это позволяет популяции паразитоида догнать рост популяции своей жертвы, если последняя растет не слишком быстро. Рис. 2-12 иллюстрирует флуктуации численности одного и того же вида хозяина, преследуемого медленно (вверху) и быстро воспроизводимым паразитоидом (внизу). Коэффициенты флуктуации для хозяина (и паразита) равны 3,38 (и 1,93) в первом случае и 1,42 (и 1,30) — во втором.

Паразитоиды имеют немаловажное значение в природе. Большая часть свободно живущих насекомых имеет один или несколько видов паразитоидов, нападающих на них. В свою очередь некоторые из этих паразитоидов имеют своих собственных гиперпаразитоидов. В основной своей массе паразитоиды узко специализированы и нападают на один или незначительное число видов жертв. Поэтому возможно, что число паразитоидов превосходит число видов их жертв, и фактически насекомых-паразитоидов больше, чем всех других видов живой природы вместе взятых. Вероятно, имеется более миллиона паразитоидных ос различных размеров, от свободно живущих ос до крошечных паразитоидов яиц, меньших, чем наиболее крупные простейшие. Паразитоиды, по всей вероятности, ответственны (или содействуют) за контроль многих популяций насекомых. Однако паразитоиды не обязательно контролируют виды, на которые они нападают, и многие насекомые явно находятся вне их контроля.

Позвоночные хищники более гибки в выборе пищи и, вероятно, чаще переключаются с одной жертвы на другую. Хищник, питавшийся другими видами, может реагировать на увеличивающуюся популяцию новой жертвы, обучаясь поиску ее и используя ее в основном в пищу; с этой целью он иногда мигрирует в районы большей плотности популяции жертвы. Однако такое переключение необязательно означает контролирование популяции жертвы. Если количество жертвы превышает аппетит и потребности хищника, то взрыв ее численности оказывается вне контроля.

Тем не менее имеются данные о том, что некоторые взаимодействия позвоночных хищников и жертв вполне устойчивы. На плато Кайбаб, штат Аризона, хищники оленей (пумы и волки) были большей частью истреблены человеком. Реакция популяции оленей — взрыв численности, который привел к уничтожению запасов пищи на пастбищах и после этого к гибели животных, — одно из классических наблюдений в экологии. Сходное лавинообразное увеличение численности и последовавшее затем резкое снижение ее наблюдались в некоторых популяциях млекопитающих, завезенных на острова, где у них не было хищников. Удаление большей части крупного рогатого скота и овец, которые конкурировали с оленями за корм, также могло содействовать резкому увеличению численности оленей на плато Кайбаб. Тем не менее возможно, что именно уничтожение хищников на плато позволило популяции оленей, которая ранее поддерживала низкий и относительно стабильный уровень как результат воздействия хищников, лавинообразно вырасти. И как контраст этому наблюдению назовем тот факт, что в отдельных ареалах зоны северных лесов

волки находятся в очевидном популяционном балансе с крупными жертвами (олень, лось или американский лось) при соотношении масс около 1 кг хищника на 150—300 кг жертвы. Эти примеры баланса могут, по-видимому, противоречить тому, что сказано о необходимости преследования и переключения, так как контроль этих растительноядных может быть основан и не на этих принципах.

Мы предполагаем, что двустороннее взаимодействие хищник — жертва, характеризующее замедленностью реакции хищника на увеличение численности жертвы, нестабильно уже само по себе. Однако система из трех элементов может обладать уже известной устойчивостью. Математическое моделирование, предпринятое Р. М. Меем, фактически наводит на мысль, что стабильность будет результирующей функционирования трех компонентных систем, которые включают в качестве третьего компонента ограниченность ресурса среды (в нашем случае — растительность в качестве пищи) для растительноядных, а значит, и для долгоживущих хищников этих растительноядных. Популяция растительноядных может тогда регулироваться на уровне, который обычно ниже предела ресурса и поэтому не угрожает разрушить ресурс пищи. Регуляция в этом случае основана не на одном-единственном механизме зависимости от плотности популяции, а на сочетании эффекта доступности пищи и влияния хищничества на динамику популяции растительноядных. Относительная стабильность является здесь функцией такого трехкомпонентного взаимодействия.

Упомянем некоторые другие примеры. В одном эксперименте (Р. Т. Пайн) главный хищник — морская звезда — был удален со скалистого океанического побережья. Удаление нарушило существовавшее на опытных площадках стабильное состояние сообщества. Некоторые виды, и прежде всего двустворчатые моллюски, увеличили свою плотность в отсутствие хищника, другие, очевидно под влиянием конкуренции с моллюсками, сократили численность вплоть до полного исчезновения. Когда прекращают выпас животных на злаковнике, доминирование некоторых видов трав может возрасти, однако общее количество видов растений может уменьшиться. Такие наблюдения наводят на мысль о регуляторной функции хищничества, которая, ограничивая популяции части видов, являющихся сильными конкурентами, делает тем самым возможным существование большего числа видов в сообществе.

Зверобой (*Hypericum perforatum*) — растение, токсичное для крупного рогатого скота, — был интродуцирован из Евразии в западные штаты США. Он стал главным сорняком пастбищ, занимающих миллионы акров земли. Жук (*Chrysolina quadrigemina*), который питается этим сорняком, был завезен из Европы, размножился на засоренных пастбищах и

уменьшил количество зверобоя, доведя его до фактического уничтожения. Однако сорняк не исчез окончательно, а сохранился при низкой численности в затененных участках лесов, где его не может эффективно потреблять его вредитель. В итоге *Chrysolina quadrigemina* стали здесь редкими.

Эти наблюдения позволяют сделать некоторые выводы.

1. Растение-жертва выживает, когда имеет укрытие от хищника.

2. Относительная стабильность растения поддерживается хищником, который предотвращает взрывообразное разрастание популяции растения на пастбищах.

3. Животное-хищник, популяция которого в состоянии догнать в росте популяцию растения, осуществляет эффективную борьбу с этим растением в пределах пастбища.

4. Именно этот хищник, а не устойчивость к среде обуславливает современное распределение растения.

5. Механизм контроля почти невидим. Если бы не наблюдались взрывы и снижение численности растения, то мы вообще не узнали бы, какая причина регулирует данную популяцию или почему ее распространение в основном ограничено, к примеру, лесами.

Симбиоз

Симбиоз — это устойчивые, разного свойства тесные взаимосвязи организмов различных видов. Обычно выделяют три типа связей: *мутуализм*, при котором оба организма извлекают пользу из своего сосуществования; *комменсализм*, при котором взаимоотношения для одного вида полезны, а для другого большей частью нейтральны, и *паразитизм*, когда один организм получает пользу за счет другого. Эти связи могут переходить одна в другую; паразиты связаны переходами с хищниками и включают патогенные организмы (паразиты, вызывающие заболевания).

Инфузория *Paramecium bursaria* содержит клетки зеленой водоросли внутри своей протоплазмы; существует немало других простейших и многоклеточных животных, у которых в клетках живут симбиотически связанные с ними клетки водорослей. Водоросли в клетке *P. bursaria* способны продуцировать при фотосинтезе достаточное количество пищи как для самих себя, так и для туфельки, а туфельки, кроме того, способны самостоятельно питаться как хищники за счет дрожжей или бактерий. Вероятно, наличествует взаимосвязь двух флуктуирующих состояний — мутуализма на свету и комменсализма или паразитизма в темноте. Вполне возможно, что хлоропласты и митохондрии, а возможно и некоторые другие органеллы, в давние времена развились

В клетках высших организмов из содержащихся в них симбионтов. Наиболее очевидные симбионты во многих сообществах — это лишайники. Грибы формируют структуру лишайника и своим партнерством способствуют удержанию воды, поглощению питательных веществ и химической защите; клетки зеленых или синезеленых водорослей, расположенные между нитями грибов, в результате фотосинтеза производят пищу для обоих партнеров. Лишайник может быть рассмотрен как гриб, симбиотически связанный с водорослью, или как новый организм, сформированный из этих двух компонентов. Успешность такого партнерства позволяет лишайникам быть главными организмами в арктической тундре, на скалах и коре деревьев во многих климатах.

Некоторые другие мутуалистические связи имеют уже значение для сообщества. Древесина — один из главных биологических ресурсов нашей планеты, но в мире очень мало высших животных, которые способны переваривать целлюлозу и лигнины, эти главные компоненты древесины. В зоне холодного умеренного климата разложение древесины осуществляют главным образом высшие грибы. В теплом умеренном и тропическом климатах много отмершей древесины потребляется термитами, которые содержат в своем пищеварительном тракте особые жгутиковые простейшие, способные использовать древесину как пищу. От этого партнерства простейшие получают дом и запас частиц раздробленной термитами древесины в качестве пищи, а термиты питаются излишками сахаров, получаемых из переваренной простейшими сверх своей надобности древесины. Крупные травоядные млекопитающие для переваривания растительных тканей нуждаются в симбиотических бактериях, живущих в рубце — специальной части желудка жвачных животных. Некоторые высшие растения (особенно бобовые) зависят от партнерства с азотофиксирующими бактериями, которые поселяются в корнях этих видов: растение снабжает бактерии пищей, а бактерии поставляют растению азот.

Симбиотические связи, названные *микоризными*, также слагаются из взаимоотношений высших растений и грибов на их корнях. Грибы формируют чехлы вокруг мелких корешков, в одних случаях грибные нити проникают в ткани корня между клеток, в других — в клетки корней. Другие грибные нити, или гифы, распространяются в почве или в опаде из мертвых листьев и древесины на поверхности почвы. В растениях с микоризными корнями грибные нити формируют поверхности, через которые неорганические питательные вещества поглощаются грибами и так переходят в растение, взамен грибы могут получать определенную пищу от растений. Некоторые микоризные грибы переваривают органические останки на почве или в почве и добывают из

них минеральные элементы питания, которые поставляют растению. В некоторых случаях растение в фазе проростка или даже взрослой особи получает от грибов пищу, образующуюся при разложении грибами мертвого органического вещества. Большая часть высших наземных растений состоит в партнерстве с микоризными грибами; члены всех трех главных групп, или фил, высших грибов (зигомицеты, сумчатые и базидиальные грибы) эволюционировали как участники такого партнерства.

Разнообразные связи полезного мутуализма охватывают растения и животных, которые либо опыляют растения, либо переносят их семена. Такие зависимости не являются симбиотическими в обычном смысле, так как в этих случаях нет тесной и непрерывной совместной связи особей двух видов. Тем не менее два вида могут быть некоторым образом зависимы один от другого и адаптированы друг к другу. Белка и поедает желуди, и случайно высаживает их, когда зарывает про запас и потом забывает о некоторой части их. Белка в какой-то мере зависит от дуба, поставляющего ей пищу; в то же время дуб обеспечивается более эффективным распространением семян. Многие удивительные приспособления в отношении цвета, формы и предлагаемой пищи (нектар или пыльца) цветков растений связаны с поведением опыляющих их животных. В тропиках многие из этих адаптаций в высшей степени специализированны. Опыление представляет тип мутуализма у тех организмов, которые не живут в постоянном контакте: животное получает пищу, а растение с помощью животного осуществляет оплодотворение. Опыление, однако, также является особой формой паразитизма. Некоторые пчелы и другие животные питаются нектаром и пыльцой, но при этом не переносят пыльцу от одного цветка к другому. В этом случае вид растения, которое снабжает пищей животное, эволюционировал, участвуя во взаимодействии как с опылителями, так и с потребителями пыльцы или нектара, не участвующими в опылении.

При отношениях комменсализма один организм в основном служит для другого местом прикрепления или убежищем, но не обеспечивает его питанием. Многие растения прикреплены к поверхности других растений, которые поддерживают их в качестве опоры; такие растения называются *эпифитами*. Большинство видов лишайников — это эпифиты на коре деревьев. Некоторые водные животные рождаются на поверхности других животных; в водных сообществах поверхности растений и животных покрыты пленкой из бактерий, микроскопических водорослей и других микроорганизмов. Комменсализм включает и другие удивительным образом специализированные связи. Определенные мелкие пиявкоподобные черви обитают на клешнях раков; некоторые

личинки москитов живут исключительно как комменсалы в капельках воды, которая удерживается на поверхности листьев растений, являющихся эпифитами-комменсалами для деревьев тропического дождевого леса; маленькая рыбка *Carapus* — этот тесно контактирующий комменсал морского огурца — держится внутри и вне его анального отверстия. Некоторые креветки-чистильщики, обитатели коралловых рифов, находятся в отношениях комменсализма с актиниями, живя бесстрашно в убежищах, образованных щупальцами и жалящими клетками актиний. Эти креветки имеют также взаимовыгодные отношения и с рыбами, которые приплывают к креветкам почиститься: у рыбы устраняются паразиты с их кожи, а креветка добывает пищу, не покидая для ее поиска своего укрытия.

Паразитизм распространен очень широко; большая часть или все особи большинства видов несут или содержат в себе паразитов. С тех пор как паразит стал постоянно зависеть от своего хозяина как источника пищи, ему стало невыгодно убивать его. Если же паразитический вид убивает все же часть особей хозяина, подвергшихся его нападению, то возможны два генетических следствия. Во-первых, умирают или прекращают воспроизводство наиболее уязвимые особи хозяев, которые поэтому не в состоянии передавать свои генетические признаки. Паразит вызывает дифференцированный отбор в пользу менее уязвимых особей хозяина и их генетических свойств. Виды хозяев поэтому эволюционируют в направлении увеличения устойчивости к инфекции или в направлении выносливости к паразитам (или комбинации большей устойчивости и выносливости). Во-вторых, сильный паразит, если он убивает своего хозяина (а значит, и самого себя) до того, как даст потомство, также не в состоянии передавать свои родительские признаки. Умеренный же паразит одних и тех же видов репродуцирует и передает по наследству присущие ему свойства. Таким образом, идет соответствующий дифференцированный отбор, ведущий к уменьшению вредоносности паразита; этот отбор может быть рассмотрен как тип обратной связи, изменяющий генетические характеристики паразита. Описанные процессы отбора означают, что хозяин и паразит эволюционируют в направлении целесообразного взаимоприспособления, при котором хозяин устойчив к паразиту, а паразит ограничивает свое влияние на хозяина, который тогда может содержать его без серьезного для себя ущерба. (Паразитоиды как специализированные хищники стоят в стороне от этого утверждения.)

Мы можем выразить симбиотические отношения упрощенным способом с помощью уравнений, аналогичных уравнениям Лотки — Вольтерры для конкуренции и хищничества. Предпо-

ложим, во-первых, что две популяции в сообществе не взаимодействуют между собой и что поведение этих популяций хорошо описывается логистическими уравнениями (табл. 2-5, уравнения 1 и 2). Если теперь вид 1 эволюционирует в направлении к частичному симбиозу, его новая допустимая численность становится суммой старой допустимой численности (K_1), не зависящей от вида 2, плюс новый ресурс, полученный на основе вида 2 (bN_2). Модифицированное уравнение 3 является результатом для вида 1, тогда как воздействие на вид 2 выражается значением aN_1 в уравнении 4. Знак и величина коэффициента a определяют теперь характер отношений. Когда a положительно, это означает, что ряд особей (или часть особи) N_2 поддерживаются

Таблица 2-5

Уравнения симбиоза

Пусть два вида ведут себя в соответствии с логистическими уравнениями, имея различные допустимые численности (K_1 и K_2) и не взаимодействуя друг с другом:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1}{K_1} \right), \quad (1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2}{K_2} \right). \quad (2)$$

Теперь вид 1 эволюционирует в направлении к частичному симбиозу, используя вид 2 как добавочный ресурс, так что новая допустимая численность для вида 1 есть $K'_1 = (K_1 + bN_2)$,

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 + bN_2}{K_1 + bN_2} \right) \quad \text{симбионт (3)}$$

и уравнение для вида 2

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 + aN_1}{K_2} \right). \quad \text{хозяин (4)}$$

Здесь b — коэффициент для поддержания особей вида 1 за счет особей вида 2, a — коэффициент воздействия вида 1 на популяцию вида 2. Если вид 1 эволюционирует в направлении полной зависимости от вида 2, то величина K_1 стремится к нулю и допустимую численность вида 1 теперь определяют популяция вида 2 и коэффициент поддержания b . Это отношение тогда описывается уравнениями 4 и 5.

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{bN_2 - N_1}{bN_2} \right). \quad \text{симбионт (5)}$$

Может быть также добавлен фактор насыщения (как предел для извлечения выгоды особью хозяина от взаимодействия с симбионтом) в форме $C = D/(D + N_2)$. Стабильный мутуализм в этом случае выражается уравнениями 5 и 6.

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 + aN_1 C}{K_2} \right). \quad \text{хозяин (6)}$$

[Автор благодарен Р. Мею за его участие в обсуждении этих и других сходных уравнений.]

одной особью N_1 , и отношение тогда является мутуалистическим. Когда a равно нулю или очень малому значению, вид 1 является комменсалом вида 2. Отрицательное a выражает потери особей от N_2 на особь N_1 ; в этом случае уравнения 3 и 4 описывают паразитизм вида 1 на виде 2.

Вид 1 может эволюционировать в направлении от частичного симбиоза к полной зависимости от вида 2. Когда это произойдет, вид больше не сохраняет автономную допустимую численность K_1 ; он использует вид 2 в качестве ресурса, и величина bN_2 становится его допустимой численностью. Полный, или облигатный, симбиоз описывается тогда уравнениями 4 и 5.

Если отношение, передаваемое уравнениями 4 и 5, является мутуалистическим, то оно стабильно только в том случае, если произведение a на b меньше единицы, иначе обе популяции будут расти без эффективного предела. Мы можем определить стабильность мутуализма, используя сложное уравнение, содержащее фактор насыщения (см. также табл. 2-4, B), и получить уравнение 6. Равенства 5 и 6 отражают стабильный мутуализм. Стабильность, однако, не является результатом только симбиотического отношения, но зависит также от используемых нами в уравнениях лимитирующих факторов (K_2 и D). Несмотря на интерес к мутуализму и комменсализму, с точки зрения эволюции они сами по себе не должны восприниматься как важные условия для стабилизации популяции в сообществе. Скорее, это способ проникновения в сообщество новых видов. Такое проникновение возможно и при комменсализме, и при мутуализме, поскольку использование одного вида другим в качестве ресурса (bN_2) увеличивает разнообразие ресурсов, доступных для вида в сообществе, и тогда соответственно возрастает его допустимая численность.

Когда a отрицательно, уравнения 4 и 5 могут описывать устойчивое отношение между паразитом и хозяином. Стабильность не выступает как результат взаимодействия паразит — хозяин, а зависит от предела (K_2) для популяции хозяина. Паразитизм так же, как комменсализм и мутуализм, позволяет добавлять новые виды в сообщество в качестве ресурсов. Паразиты во многих случаях, по-видимому, не стабилизируют популяции своих хозяев, независимо от того, приспособлены или не приспособлены друг к другу паразит и хозяин. Гриб *Endothia parasitica* является паразитом каштановых деревьев в Евразии¹ и вызывает их заболевание, но при этом не причиняет существенного вреда для популяции каштана, к которому он приспособлен. Неадаптированный паразитизм может оказаться разрушительным и вызвать

¹ Точнее будет сказать — в Восточной Азии. — Прим. ред.

явление нестабильности. Названный выше гриб, завезенный из Евразии в Северную Америку, где местный вид каштана не был адаптирован к нему, оказался в этом случае сильным патогеном, что привело к почти полному уничтожению американского каштана (*Castanea dentata*), вероятно наиболее важного вида деревьев в восточной части Соединенных Штатов. Существуют паразиты, которые убивают (или сокращают репродукцию) части особей хозяина и влияют на его популяцию в возрастающей пропорции, по мере того как увеличивается плотность популяции хозяина, а перенос паразита между особями-хозяевами становится все более частым. Такой эффект, хотя и зависит от плотности, не может считаться важным фактором регулирования популяции. Эпидемии болезней, которые поражают флуктуирующие популяции, скорее являются одним из источников этих флуктуаций, нежели механизмом, лимитирующим их.

Однако имеются другие возможности паразитических воздействий (между вирулентностью и безвредностью). Два вида мучных хрущаков (*Tribolium confusum* и *T. castaneum*) использовались в экспериментах по изучению роста популяций и взаимодействия между ними. В опытах по изучению конкуренции *T. confusum* обычно побеждал, а *T. castaneum* исчезал, хотя в некоторых условиях окружающей среды *T. castaneum* имел преимущества или же исходный результат был лишь делом случая. Однако в этих экспериментах *T. castaneum* испытывал влияние паразита — простейшего *Adelina*, который мало влиял на *T. confusum*. При конкуренции в культуре, из которой паразит был исключен, *T. castaneum* чаще одерживал победу. Таким образом, в определенной среде паразит изменял в противоположном направлении конкурентные преимущества двух видов жуков. *T. castaneum* был также культивирован в вариантах с паразитом и без него в культуре без участия *T. confusum*. Средняя плотность *T. castaneum* в культуре с паразитом была около половины той, которая достигалась в культуре без паразита. Очевидно, что присутствие или отсутствие паразита определяет разные отношения популяций жуков к допустимой численности *K*. Эффект воздействия паразитов назван «скрытым налогом» сообщества; в нашем случае скрытый налог значительно снизил жизненный стандарт популяции жука. Многие паразиты живут внутри хозяев, и их воздействия внешне незаметны; такие воздействия вообще не могут быть установлены в популяциях при полевом исследовании. Тем не менее паразиты в состоянии существенно влиять на плотности популяций и на их конкурентные преимущества; они могут иметь большое значение в системе совокупных влияний на популяцию.

Устойчивость сообщества

Но вернемся к нашему главному вопросу: как нам следует интерпретировать относительную стабильность популяций в природных сообществах? Вопрос вызывал много споров. Это было обусловлено трудностью определения того, каким образом природные популяции функционируют и контролируются, а также широтой выбора популяций, на основе изучения которых разные авторы делали свои обобщения. Вполне очевидно, что не существует одного типа механизма управления всеми популяциями. На некоторые вопросы нет нужды иметь однозначные ответы.

Одна из точек зрения сводится к тому, что природные популяции флуктуируют преимущественно в ответ на изменения среды и контролируются главным образом независимым от плотности популяции уровнем смертности. Публикации Х. Г. Андреварты и Л. С. Берча, в частности, подчеркивают нерегулярность таких флуктуаций и обращают внимание на тот факт, что численность популяции лимитируется непродолжительностью благоприятных условий среды, позволяющих популяции увеличиваться в размерах. Противоположная точка зрения состоит в утверждении, что популяция, которая флуктуирует случайно и численность которой независимо от плотности увеличивается и уменьшается в ответ на изменения в окружающей среде, должна рано или поздно прийти через колебания к своему нижнему пределу. Этот предел представляет собой такую малую плотность, что особям не удастся встречаться и спариваться (или не удастся опыляться) или же оставшееся небольшое число особей попадает в столь опасные для жизни условия среды, что популяция гибнет. В принципе, если популяция случайно изменяется во времени вне зависимости от плотности, она должна и случайно прийти к гибели. С этой точки зрения контроль, не зависящий от плотности популяции, противоречит данной концепции. Влияния, ограничивающие флуктуацию, необходимы для длительного выживания популяций.

Мы наблюдали, что пределы условий среды и конкуренции, паразитизм и хищничество, а также саморегулирующие механизмы *могут* влиять по-разному в зависимости от плотности популяции, но все эти факторы, кроме последнего, имеют двойственные результаты своего влияния и либо стабилизируют систему, либо нет. Более того, попытки идентифицировать специфические, зависящие от плотности механизмы регуляции популяций часто кончались неудачей. И причина этого не только в нашем незнании, но и в том, что поведение популяции, развитие которой определяется плотностью, может быть результатом взаимосвязи нескольких регулирующих механизмов или же зависеть от действия

функции группы, состоящей из более чем двух видов как взаимодействующих систем. Популяции флуктуируют, но большей частью не до уровня, приводящего к их гибели. Смысл устойчивости популяции не может быть сведен просто к величине амплитуды флуктуаций, которыми характеризуются многие популяции. Эти флуктуации, в известном смысле, являются фоновым шумом поведения популяции: и выживание — это тот лейтмотив, который следует услышать сквозь этот шум. Изучая популяции, нередко заостряют внимание на колебаниях и их высших пределах при некотором пренебрежении к поведению популяций у нижних границ.

Могло показаться, что экспоненциальная кривая роста независимой от плотности популяции, если использовать ее для уменьшающейся популяции, могла бы застраховать данную популяцию от вымирания. Предположим, что среднесуточная температура в июле снижается от 30 до 25°C и что это снижение сокращает популяцию на 50%, что дальнейшее снижение на 5° сохранит живой 25% популяции, еще одно уменьшение на 5° сохранит лишь 12,5% и т. д. При таком шаге в условиях среднесуточной температуры июля в 0°C 1,5% популяции все же должно бы выжить. Этот способ уменьшения популяции напоминает вариант парадокса Зенона о погоне Ахилла за черепахой. Предполагается, что за первую единицу времени Ахилл сокращает расстояние между собой и черепахой наполовину, во вторую (половина) единицу времени он сокращает вдвое оставшееся расстояние между собой и черепахой, в третью (четверть) единицу времени он оставшуюся дистанцию сокращает еще наполовину. Никогда, при любом числе отрезков времени (убывающих по продолжительности), Ахилл не достигнет черепахи. Сходным образом, если популяция уменьшается на постоянную долю для каждой единицы возрастающей неблагоприятности фактора среды, популяция никогда не должна достичь нуля, который является точкой гибели.

Экспоненциальный рост популяции в благоприятных и постоянных условиях среды исключает существование обратной зависимости, подобной вышесказанной. Если поместить популяцию в гомогенную, но изменяющуюся среду, то продолжающиеся отклонения условий среды от оптимума станут для популяции причиной нарастающего сокращения ее численности на каждую единицу изменения факторов среды. Если оптимальная температура для вида — 30°C, то понижение температуры до 25°C вызовет сокращение популяции на 50%, до 20°C — на 90% и до 15°C — на 100%. Эта популяция находится под влиянием не постоянной, а возрастающей смертности в связи с изменениями среды в неблагоприятном направлении. Рис. 2-13, А иллюстрирует резкое увеличение смертности для экспериментальной популяции,

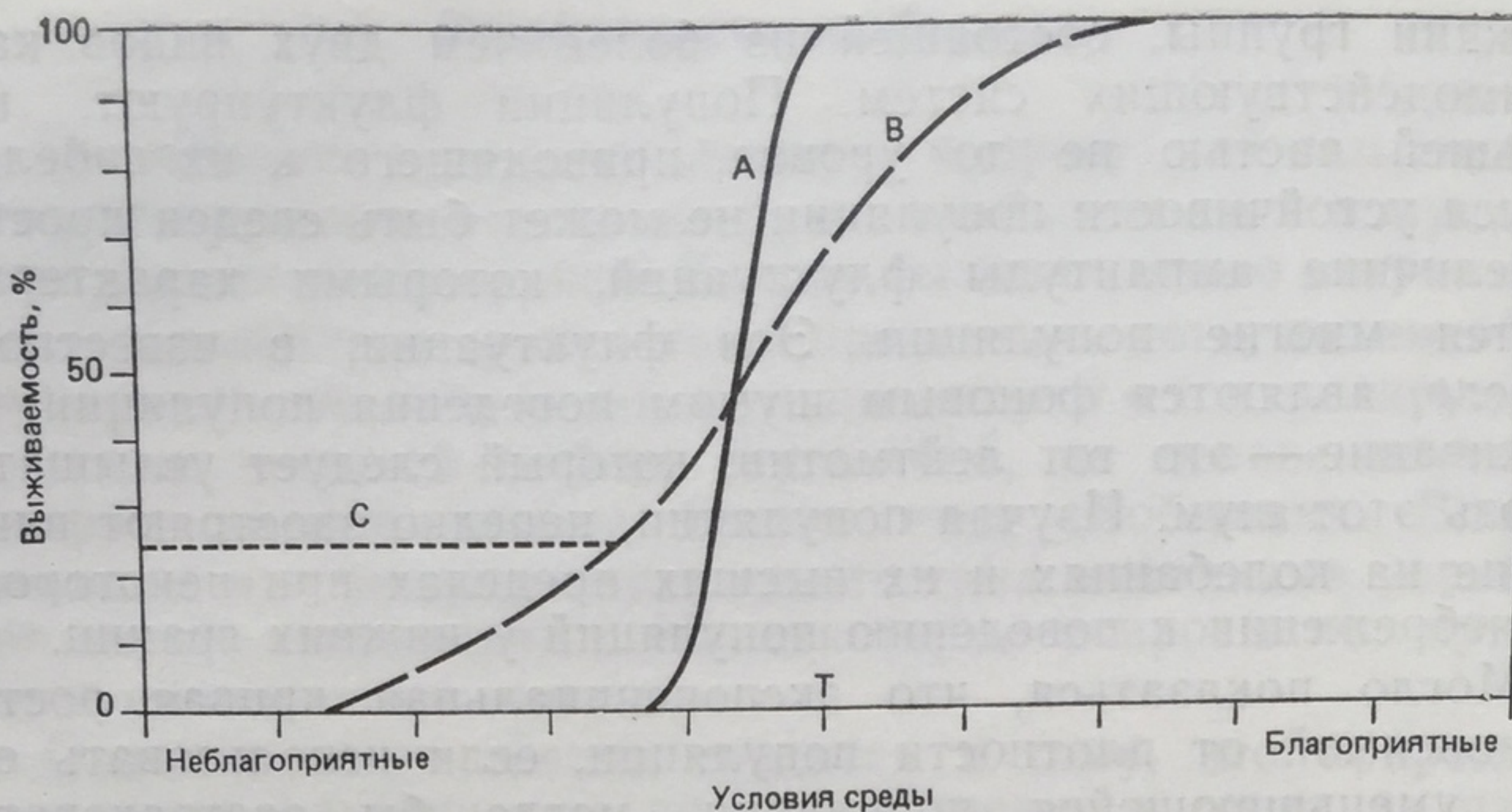


Рис. 2-13. Буферная и небуферная реакции популяции на неблагоприятные условия среды. *А.* Экспериментальная генетически гомогенная популяция, для которой фактор среды (температура, засуха или содержание кислорода) становится возрастающе неблагоприятным после прохождения некоторого физиологически допустимого рубежа *Т*. После перехода через этот уровень численность популяции резко сокращается вплоть до полной ее гибели. *В.* Буферная постепенно снижающая численность популяция, в которой некоторые особи более, а другие менее уязвимы к неблагоприятным условиям окружения либо вследствие генетической неоднородности популяции, либо из-за микровариаций условий среды, либо при совокупном влиянии обоих факторов. Генетическая и микроэнvironmentальная неоднородность позволяет популяции выжить при таких изменениях внешних условий, которые в гомогенной среде привели бы ее к гибели. *С.* Дальнейшее увеличение буферности, при котором часть популяции *В* переходит в стадию покоя, когда даже усиление неблагоприятных условий окружающей среды вряд ли сможет оказать какое-либо воздействие.

которое может наступить, если фактор среды примет значения ниже предела выносливости. Воздействие многих факторов среды не сопровождается таким острообозначенным пределом выносливости, но ведет к увеличению смертности при отдалении условий среды от оптимальных для данного вида.

Чтобы иметь возможность интерпретировать выживание популяции в неблагоприятных условиях среды, нам необходимы иные предпосылки, отличные от тех, на каких строятся экспоненциальная и логистическая кривые. Нам надо рассмотреть, как может изменяться смертность не только при изменении плотности, но также при изменении среды в неблагоприятном направлении на некоторую единицу градиента. Нам нужно выяснить популяционный механизм, который предотвращает возрастание потерь популяции в случаях усугубления условий среды. Мы будем называть процессы, которые сокращают потери популяции, когда среда становится более неблагоприятной, *буферностью* популяции. Факторы, зависящие от плотности, могут служить буфером для популяции, но наряду с ними существуют и другие процессы, которые защищают популяцию от возрастающих потерь и

для понимания которых не подходит концепция зависимости от плотности (рис. 2-13, В и С).

Отрицательная обратная связь может ограничивать крайние размеры популяции, либо замедляя процесс роста, либо реверсируя его, если популяция увеличивается выше среднего уровня или снижается ниже его. Эффект зависимости от плотности, если плотность возрастает, может уничтожить большую долю популяции (или уменьшить репродуктивный процесс) либо, если плотность уменьшается, уничтожить меньшую долю популяции (или стимулировать репродуктивный процесс) (рис. 2-14). Некоторые относительно стабильные популяции, по-видимому, контролируются в основном зависимыми от плотности пределами увеличения популяции сверх допустимой численности. Многие популяции тем не менее не являются относительно стабильными и могут выживать лишь благодаря факторам, которые определяют нижние рубежи их флуктуаций. В этом направлении может действовать ряд факторов. Как только вид становится редким, хищничество по отношению к нему может уменьшиться. Хищники могут забыть способ поиска подобных популяций и не считать их пищей. Если даже хищник продолжает поиск, то он оказывается для него более трудным, поскольку плотность жертвы стала меньше. Рассмотрим одну сотню раскрашенных кусочков мрамора, разбросанных среди куртин сорняков. Первые 60 могут быть обнаружены легко, следующие 30 будут найдены только при тщательном поиске, а последние 10 вообще могут быть не найдены. Чем ниже плотность популяции, тем больший процент ее особей, вероятно, бывает приурочен к условиям, которые особенно надежно обеспечивают укрытие от хищников и защиту от флуктуаций среды. Когда условия обитания становятся ниже оптимальных, популяция может быть редуцирована до этих особей, находящихся в особо благоприятных условиях, и благодаря им продолжать существовать. Кроме того, при ухудшении свойств среды в популяции могут сохраниться только те особи, которые генетически лучше приспособлены к суровому природному окружению. Наличие небольшого числа этих особей в диапазоне генетической variability популяции способствует ее выживанию во времена неблагоприятных условий среды.

Многие популяции, кроме того, имеют специальные буферные механизмы, сохраняющие популяцию в неблагоприятные периоды. Пресноводная среда в целом нестабильна, и неактивные покоящиеся образования — споры, цисты, защищенные яйца, геммулы, статобласты и т. д. — обычны для пресноводных организмов. Планктонные популяции флуктуируют в более широких пределах и в большинстве своем исчезают в течение какого-то отрезка сезонного цикла.

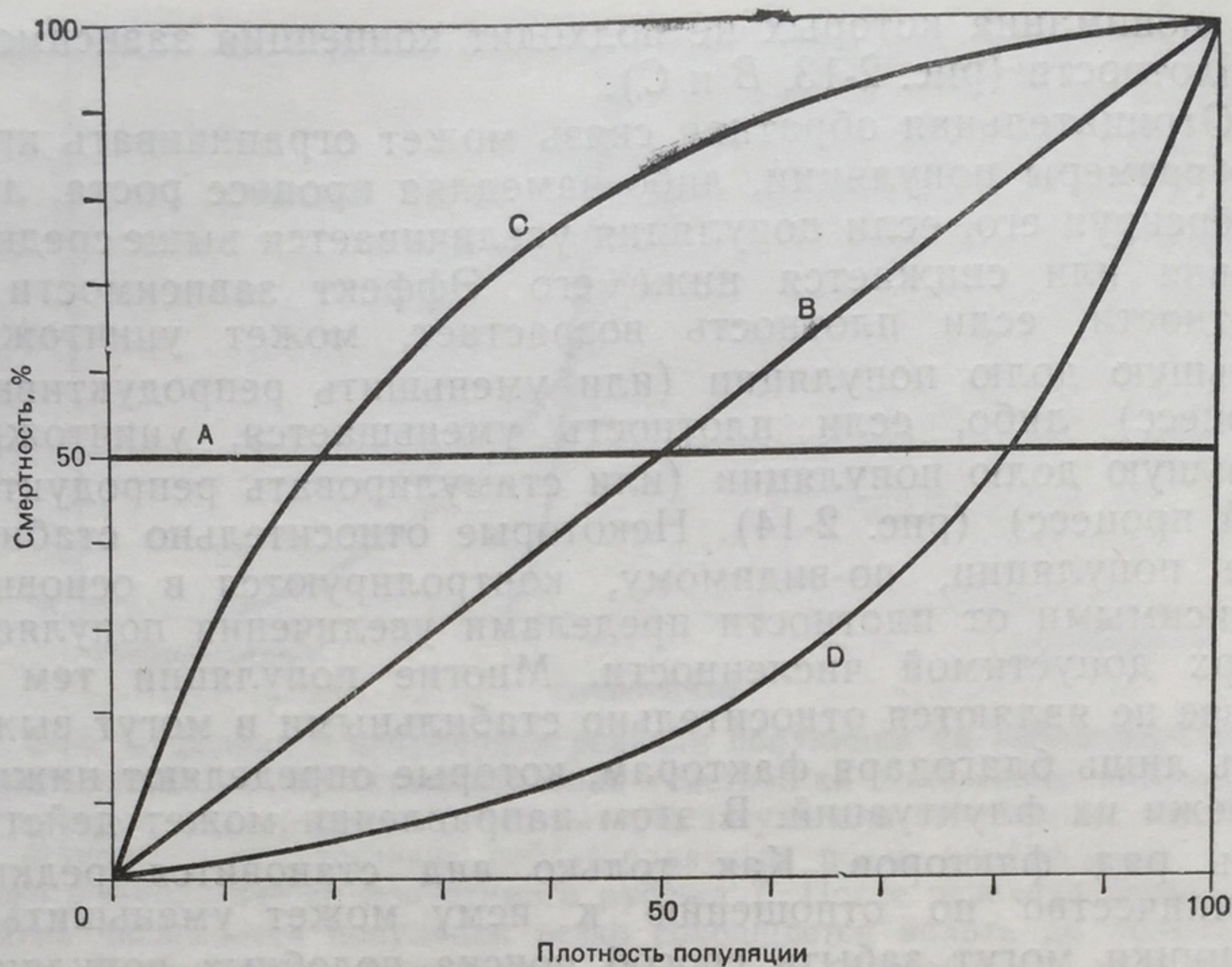


Рис. 2-14. Соотношение величины смертности особей и плотности популяции. *A.* Смертность особей в популяции не зависит от ее плотности, оставаясь постоянной при любом ее значении. *B.* Смертность особей прямо пропорциональна плотности популяции. *C.* Нелинейная зависимость смертности от плотности, отражаемая выпуклой кривой; тенденция сохранения популяции только при ее низкой плотности. *D.* Зависимость смертности от плотности, отражаемая вогнутой кривой; тенденция сохранения популяции при высоких значениях ее плотности.

Покоящиеся стадии могут оставаться на дне озера или речки, и, когда условия среды опять станут благоприятными, от них может появиться и размножиться активная популяция. Покоящиеся стадии относительно менее чувствительны к изменениям среды, исключая те из них, которые стимулируют их формирование, поэтому они играют роль буфера популяции, защищающего ее от потерь при ухудшении условий существования. Мелкие пустынные однолетники в виде семян сходным образом переживают неблагоприятные сезоны или, если это потребуется, даже периоды неблагоприятных лет. Многие бактерии имеют относительно нестабильные популяции, которые переживают флуктуации среды в виде спор или редуцируя свою численность до немногих колоний, приуроченных к более благоприятным микроместообитаниям. Грибы с относительно нестабильными популяциями, вероятно, выживают в большинстве случаев такими же способами. Микоризные и другие высшие грибы, как-то шляпочные грибы в лесах, могут иметь более устойчивые популяции с длительно живущей грибницей, которая способна разрастаться и сокращаться по мере изменения качества среды; в то же время половое размножение у этих грибов проис-

ходит лишь при благоприятных природных условиях. Определенные виды пустынных кустарников выживают благодаря сокращению числа живых ветвей; плоские свободноживущие черви могут переваривать свои собственные ткани, «сжиматься» в своих размерах и таким образом переживать период без пищи.

Мы можем смоделировать тип буферной популяции, в основе которой лежит зависимость развития популяции от окружающей среды. Модель может оказаться сложной в деталях, но преследуемую ею цель сформулировать просто. Она должна служить примером того, как гетерогенность местообитания или микровариации среды внутри сообщества могут влиять на поведение и выживание популяции. На популяцию видов в модели воздействуют два параметра окружающей среды: 1) локальный градиент среды, варьирующий в пространстве, например влажность почвы, и 2) временные факторы (например, выпадение дождей, влажность), изменения которых определяют, какая часть локального градиента может быть занята видовой популяцией. В связи с влиянием временных факторов на динамику популяции возникают вопросы: 1) какие будут в результате типы флуктуаций популяции или ее стабилизации и 2) как различия в микросреде могут обеспечить выживание популяции в неблагоприятные периоды. Модель будет описана для градиента микросреды внутри данного сообщества, однако принципы модели применимы также для описания распределения популяции вдоль более масштабных градиентов местообитаний, таких, например, как топографический градиент увлажнения, изменяющийся в направлении от влажной речной долины к сухой вершине холма.

Пусть видовая популяция занимает область микросреды в пределах сообщества с «колоколообразным» частотным распределением плотности популяции в зависимости от некоторого градиента среды (рис. 2-15, А). Градиентом может быть, например, влажность почвы, варьирующей от влажной в небольших понижениях до сухой на микровозвышениях под пологом леса. Популяция будет иметь оптимум на этом градиенте, определяемый ее генетическими характеристиками (и теми видами, с которыми данный вид должен конкурировать). Популяция также может быть генетически разнообразной, с особями, встречающимися в оптимальных условиях увлажнения и приуроченными к самым сухим и самым влажным местообитаниям. Мы полагаем, что генетический состав популяции может изменяться непрерывно по градиенту среды, к которому ее особи адаптированы, хотя популяция в пределах данного сообщества может и не дифференцироваться таким образом.

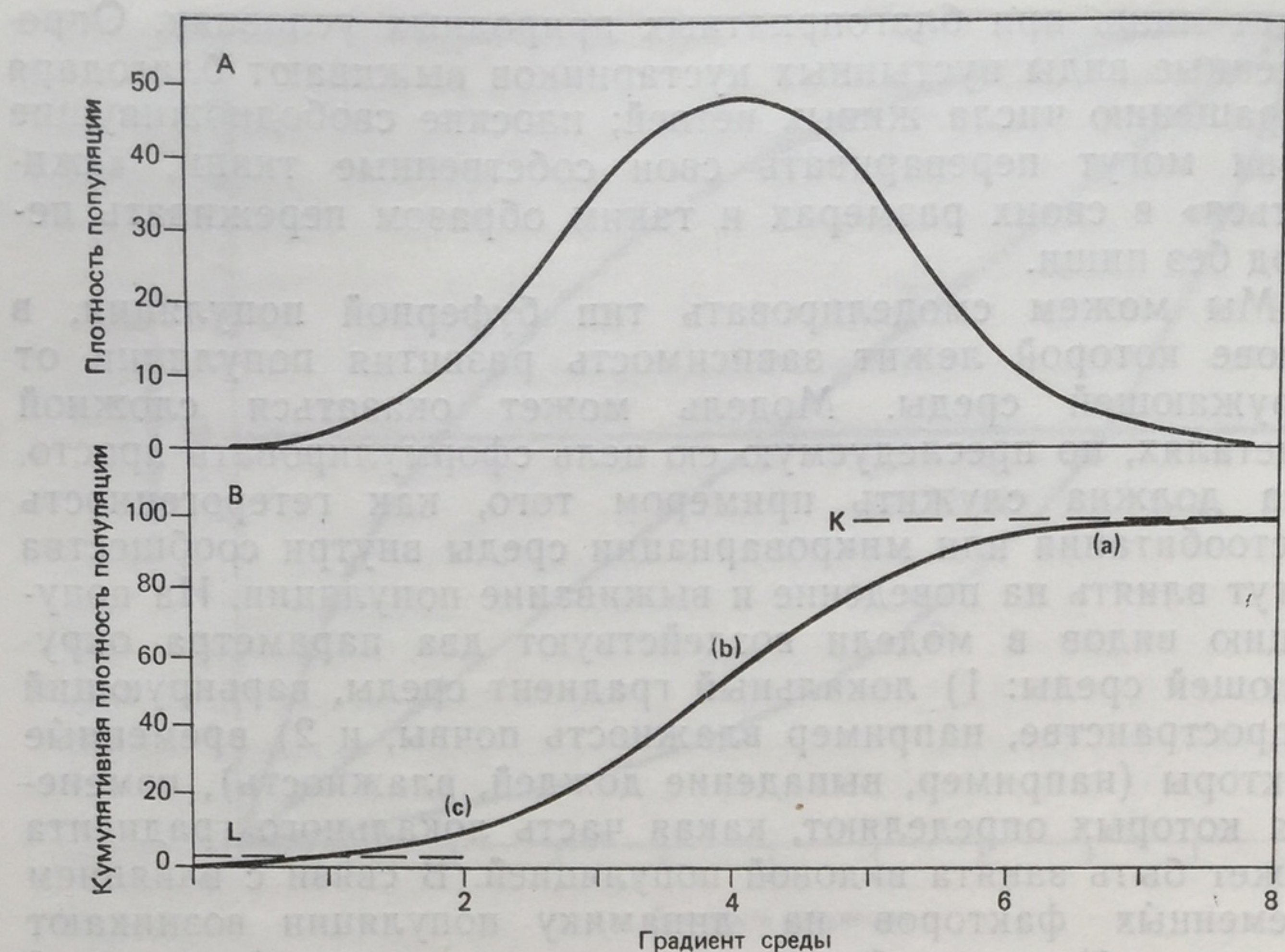


Рис. 2-15. Реакция популяции на изменение окружающей среды при нормальном распределении вдоль градиента условий произрастания. *Вверху.* Распределение популяции по градиенту среды имеет колоколообразную форму (градиент может представлять собой микровариации условий среды внутри сообщества). Кривая *A* показывает, что только в периоды очень благоприятной погоды популяция занимает весь ряд условий среды, которые она в состоянии занять. Пик (мода) плотности приходится на значение градиента 4. Плотность понижается от этой точки как вправо, в сторону ухудшения качества среды, так и влево, когда условия среды становятся более благоприятными, но при этом усиливается конкуренция. *Внизу.* Кумулятивная кривая плотности популяции (сумма всех особей, которые можно учесть вдоль градиента среды слева направо) показана на графике того же градиента среды. Она имеет сигмоидальную форму. При ухудшении погодных условий особи в интервале значений градиента 2—6 отмирают, что приводит к быстрому уменьшению общей плотности популяции в средней части (*b*) сигмоидальной кривой. Если погода становится еще более неблагоприятной, выживают только особи в части градиента с наиболее благоприятными условиями существования (0—2). Их смертность на единицу изменения погоды низка, что и объясняет появление «хвоста» (*c*) сигмоидальной кривой. Эта низкая смертность особей в наиболее благоприятных условиях защищает популяцию от исчезновения. Последнее происходит, когда плотность популяции снижается до определенного порога *L* или ниже его, который может быть или равным нулю, или, как показано на рисунке, быть немного выше нуля. (По: D. Goodman, R. H. Whittaker, неопubl. данные.)

Рассмотрим теперь популяционную кривую другой формы, которая суммирует количество встреченных особей при движении по градиенту среды слева направо (рис. 2-15, *B*). Эта кривая является сигмоидальной и имеет верхнюю асимптоту *K*, однако посылки ее иные, чем у логистической кривой. В данном случае горизонтальной осью не является время и кривая не предназначена для описания роста популяции

в постоянной среде. Вместо этого нас интересует реакция популяции на единицу изменения среды в неблагоприятном направлении, которая влияет на распределение вида вдоль горизонтальной оси. В нашем примере изменения среды связаны с чередованиями периодов более сухой или более влажной погоды, что определяет, в какой микросреде популяция может выжить. Как только погода становится более влажной, популяция должна переходить в нормально сухие условия микросреды, где ее численность увеличивается, следуя по кривой *B* вверх и вправо. Когда погода становится суше, особи в сухих микроусловиях среды вымирают, и популяция уменьшается, следуя по кривой *B* вниз и влево. (Модель предполагает, что все особи справа от данной точки на горизонтальной оси погибают, как только погода становится менее благоприятной, но функция модели останется той же, если мы допустим, что отмирание сжимает распределение кривой *A* справа, сохраняя ее колоколообразную форму.) Даже в сухой период некоторые особи на левом «хвосте» кривой выживают в более благоприятных условиях микросреды. Присутствие этих удачливых индивидуумов отражает тенденцию буферности популяции против увеличения ее смертности в случаях, когда микросреда становится наименее благоприятной.

Реакция популяции на каждую единицу изменений в окружающей среде различна в разных частях кривой *B*. Средняя часть кривой (*b*) — крутая, и в ее пределах единица изменения в условиях погоды приводит к относительно резкому скачку в плотности популяции. Верхняя часть (*a*) кривой *B* — более плоская, и здесь аналогичная реакция вызывает меньшее изменение плотности. Мы предполагаем, что эта популяция ограничена верхним пределом, так как микросреда правой части градиента является менее благоприятной для нее (и может быть занята даже в периоды влажной погоды популяциями устойчивых конкурентов). Нижняя часть (*c*) кривой *B* является также более плоской, и реакция на единицу изменения условий микросреды выражается здесь в незначительном изменении плотности. Таким образом, реакция популяции замедляется около нижнего предела *L* — нуля популяции, или, иными словами, ее порога, ниже которого вид должен погибнуть.

В деловом мире мы иногда говорим о принципе уменьшающегося дохода. Если, допустим, делаются попытки увеличить выход продуктов питания при расширении площади ферм за счет все менее и менее плодородных земель или при внесении все большего и большего объема удобрений, то количество продукции, получаемой на единицу вложений, уменьшается. Для популяции в случае кривой *B* мы также можем говорить о принципе убывающего дохода, или, иначе,

о *принципе убывающего выигрыша*. Как только популяция увеличится, перейдя от своего среднего состояния (*b*) в направлении к (*a*), выигрыш в количестве особей на единицу улучшения условий среды уменьшится. Для другого конца кривой *B* мы вправе говорить о *принципе убывающих потерь*. Как только кривая идет вниз от своей средней части (*b*) в направлении к (*c*), каждая единица ухудшения качества среды сокращает популяцию на все меньшее число особей. Популяция может быть стабилизирована действием одного, другого или одновременно обоих принципов. Эти принципы выражают явления, которые мы уже назвали соответственно пределами, обусловленными плотностью, и буферностью. Принцип убывающего выигрыша означает зависимое от плотности сокращение роста популяции при подходе к уровню *K* или при его превышении: принцип убывающих потерь означает уменьшение скорости угасания популяции при ухудшении условий среды или при подходе к уровню *L*. Значения этих двух принципов не симметричны. Популяция, которая часто и широко превышает *K* при нарастании численности, является относительно нестабильной. Популяция, которая «перекрывает» *L* при уменьшении численности, напротив, абсолютно нестабильна, она вымирает.

Кривая *B* (подобно уравнениям, обсуждавшимся выше) отражает собой упрощенный, идеализированный взгляд на функцию популяции. Мы предполагаем, что поведение реальных популяций отличается от модели по ряду признаков (превышение *K*, отклонение от симметричного колоколообразного распределения, сдвиги популяции по градиенту, реакция одновременно на несколько переменных факторов среды, воздействие других видов и т. д.), и эти отличия, несомненно, влияют на их поведение, но тем не менее они не могут служить основанием для того, чтобы отвергнуть самую сущность модели. Однако мы можем проиллюстрировать некоторые типичные варианты флуктуации популяций на основе кривой *B*. На рис. 2-16 популяция *A* — это вид с относительно стабильной популяцией, которая флуктуирует близ своей допустимой численности, не превышая ее. У этого вида *K*-отбор воздействует на механизмы, с помощью которых вид сохраняет свою популяцию в процессе конкуренции и других взаимодействий в границах занятой им среды; скорость воспроизводства может быть или не быть высокой. Мы упоминали некоторые лесные деревья и территориальных птиц как пример *K*-отбора. Популяция *B* относительно нестабильна, она флуктуирует в широких пределах, в то же время редко подходя к уровням *L* или *K* (хотя природные популяции могут, конечно, превосходить последний). В такой популяции отбор ведет к высокой скорости размножения и эффективному распространению диаспор; виды являются

Плотность популяции

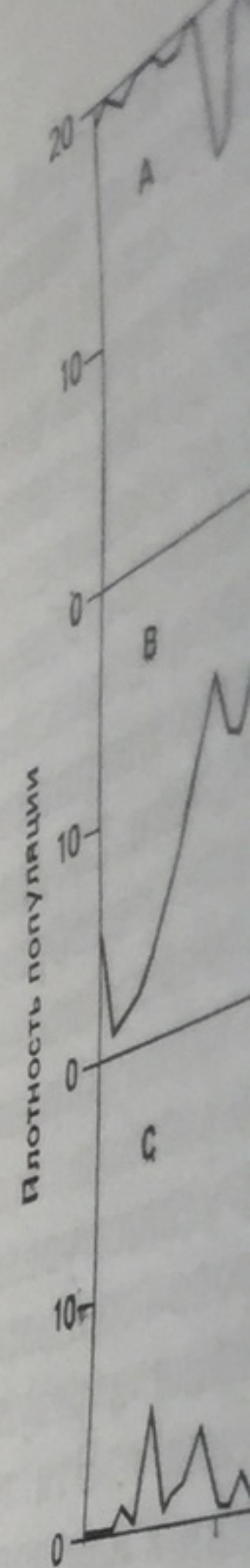


Рис. 2-16. Типы флуктуации о характере флуктуации (рис. 2-15) были исследованы. Генерировала колебания среды. А. допустимой численности 45–65 с временными (рис. 2-2). В этом случае благоприятных микросред в пределах между рисками на рис. 2-2). В среде, которые обусловлены доступными для большей части времени резким увеличением численности на рис. 2-15). (По: D. G. объектами *r*-отбора, например иван-чай, развитых адаптивных, неблагоприятных условиях, размножением, у этого вида отбор механизма для переноса скорости размножения

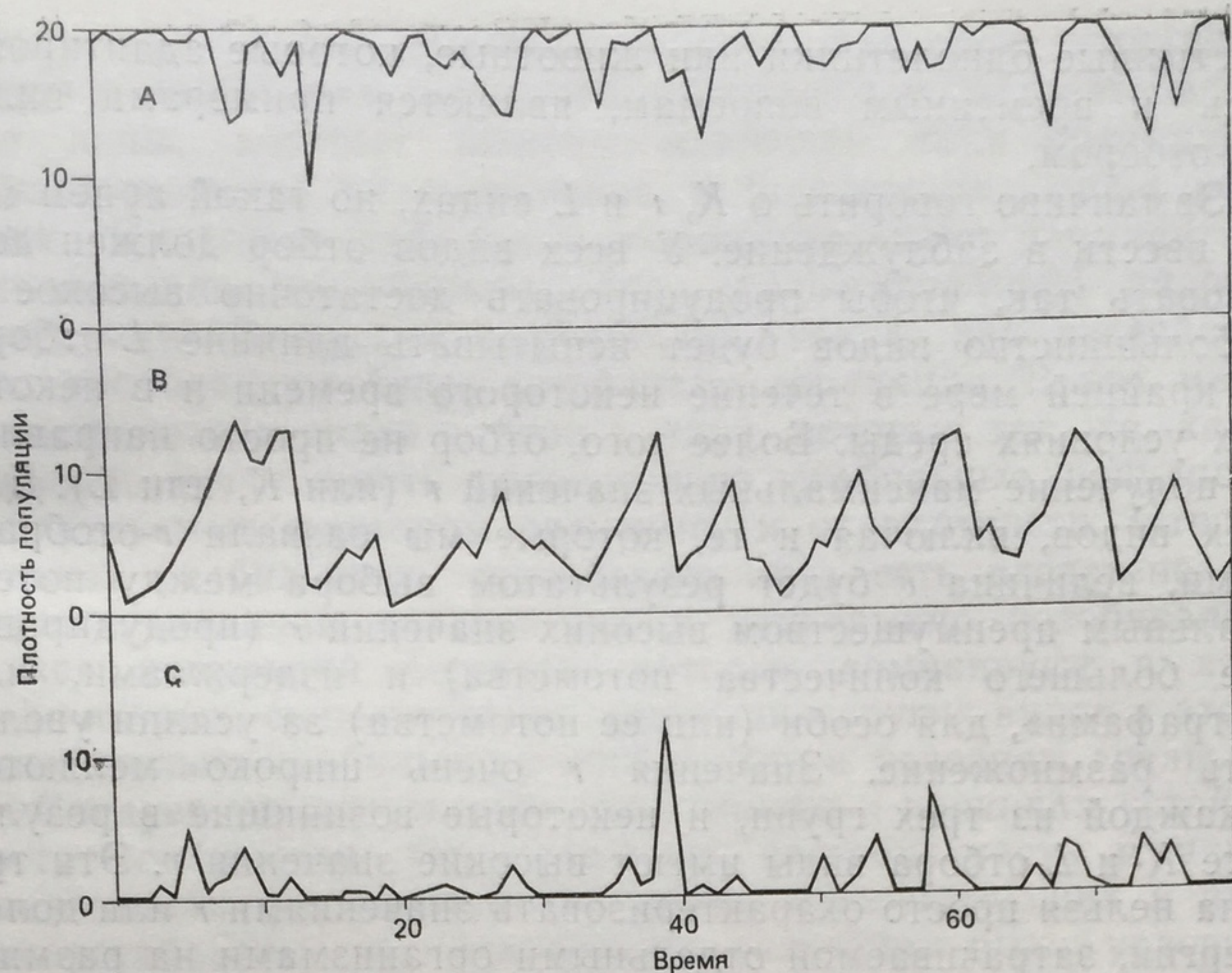


Рис. 2-16. Типы флуктуаций гипотетических популяций. Исходные допущения о характере распределения популяций по градиентам среды (см. рис. 2-15) были использованы в имитационной модели для ЭВМ, которая генерировала колебания плотности популяции как ответы на случайные изменения среды. А. Плотность популяции колеблется около своей верхней допустимой численности ($K = 20$) (ср. отрезок этой кривой в интервале времени 45—65 с верхней кривой колебания численности устрицелова на рис. 2-2). В этом случае среда воздействует на популяцию преимущественно благоприятно, что позволяет популяции занимать большинство подходящих микросред. Колебания располагаются на отрезке *a* сигмоидальной кривой рис. 2-15. В. Плотность популяции меняется в более широких пределах между уровнями K и L (ср. колебания численности зайца и рыси на рис. 2-2). В этом случае на популяцию воздействуют изменения среды, которые обуславливают колебания популяции в средней части градиента доступных для нее микросред (отрезок *b* на рис. 2-15). С. Плотность популяции колеблется вокруг своего нижнего предела ($L = 0$) и большую часть времени имеет малую плотность, но подвержена периодическим резким увеличениям численности (ср. «вспышки» численности пяденицы сосновой на рис. 2-2). В этом случае популяция нормально существует при низкой плотности, и флуктуации среды воздействуют на особи при наиболее благоприятных значениях градиента (отрезок кривой *c* на рис. 2-15). (По: D. Goodman, R. H. Whittaker, неопубл. данные.)

объектами *r*-отбора, который мы характеризовали выше на примере иван-чая. Эта популяция может и не иметь хорошо развитых адаптаций для выживания при наступлении неблагоприятных периодов. Популяция С нормально является необычным видом, который флуктуирует около L (и может временами взрывообразно увеличивать свою численность). У этого вида отбор имеет тенденцию к совершенствованию механизма для переживания неблагоприятных периодов, а скорость размножения может быть или не быть высокой.

Пустынные однолетники или животные, которые адаптировались к временным водоемам, являются примерами видов с L -отбором.

Заманчиво говорить о K , r и L видах, но такой прием мог бы ввести в заблуждение. У всех видов отбор должен действовать так, чтобы продуцировать достаточно высокое r , а большинство видов будет испытывать влияние L -отбора, по крайней мере в течение некоторого времени и в некоторых условиях среды. Более того, отбор не просто направлен на получение максимальных значений r (или K , или L). Для всех видов, включая и те, которые мы назвали r -отобранными, величина r будет результатом выбора между потенциальным преимуществом высоких значений r (продуцирование большего количества потомства) и издержками, или «штрафами», для особи (или ее потомства) за усилия увеличить размножение. Значения r очень широко меняются в каждой из трех групп, и некоторые возникшие в результате K - и L -отбора виды имеют высокие значения r . Эти три типа нельзя просто охарактеризовать значениями r или долей энергии, затрачиваемой отдельными организмами на размножение. Лучше обратить внимание на различные обстоятельства отбора, влияющие на эти популяции, и использовать термины K -, r - и L -отборы только как «этикетки» для обозначения этих обстоятельств. Мы различаем следующие обстоятельства: 1) отбор насыщения, или взаимодействие отборов в условиях среды, которые преимущественно благоприятны, относительно стабильны и насыщены, то есть полностью заняты другими организмами; 2) отбор эксплуатации в среде, в которой чередуются благоприятные и неблагоприятные условия, или в среде, которая только временно благоприятна в измененных местоположениях, таких, как гари, площади, занятые иван-чаем, и которая соответственно в меньшей степени занята другими видами, и 3) отбор в неблагоприятной обстановке, в условиях преимущественно неблагоприятной и ограничивающей среды, которая только временами позволяет популяции расти. Виды не образуют трех четко очерченных групп в согласии с описанными ситуациями, но различаются по относительному влиянию этих ситуаций на их адаптивные признаки. Виды могут формировать континуум адаптаций, которые вызваны соответственно относительным преобладанием отбора насыщения, эксплуатации и отбора в неблагоприятной обстановке, и характеризоваться соотношением генов, отобранных для реализации взаимодействия видов в занятой и стабильной среде, для распространения и роста в нестабильной среде и для выживания в периоды неблагоприятной среды.

Опираясь на эти рассуждения как на основу, мы можем теперь ответить на вопрос о значении устойчивости популя-

ции и сообщества. Наиболее общим фактором сохранения видов в природных сообществах является то обстоятельство, что виды, которые лишены какого-то типа буферности, гарантирующего их сохранение, в большинстве своем исчезают. Некоторые стабильные сообщества имеют доминантами относительно нестабильные (но жизнеспособные) видовые популяции. В других сообществах, таких, как секвойевый лес, преобладают более устойчивые популяции. В них много специфических видов — птиц и трав, которые так же, как и секвойя, могут иметь относительно стабильные популяции, регулируемые фактором зависимости от плотности. Относительная стабильность секвойевого леса есть следствие, во-первых, наличия долголетних и непрерывно возобновляющихся популяций деревьев, которые доминируют в лесу, и, во-вторых, существования адаптации других видов к этому относительно стабильному сообществу и условиям среды.

Следует упомянуть еще одно мнение о причинах устойчивости сообщества. Относительная нестабильность и явная цикличность флуктуаций популяций млекопитающих и птиц распространены в некоторых экстремальных условиях окружающей среды, где количество видов мало, и в первую очередь в Арктике. Как мы указали, эти флуктуации не являются циклами Лотки — Вольтерры, хотя они и могут быть устойчивыми в определенных границах циклами. Довольно выравненные пики на рис. 2-16, В, возникающие при случайных колебаниях среды, вынуждают думать о «цикличности» арктических животных. В некоторых районах более благоприятного климата, где имеется большее количество видов, тем не менее виды имеют более стабильные популяции. Наблюдение наводит на заманчивую мысль: стабильность сообщества — это результат наличия сравнительно большого числа видов, влияющих друг на друга по типу зависимости от плотности. Тогда относительная стабильность в этом случае будет функцией числа видов и сложности их взаимодействия в сообществах.

Представление о том, что сложность ведет к стабильности, скорее более привлекательно, чем верно. В некоторых экспериментах установлено, что добавление какого-нибудь вида хищника к паре взаимодействующих видов жертвы и хищника (или паразитоида) может или усилить, или ослабить стабильность. Р. М. Мей осуществил математическое моделирование сообществ, с тем чтобы изучить эффект увеличения числа взаимодействующих видов. Результаты не показали того, что рост числа взаимодействующих видов повышает стабильность сообщества. На самом деле увеличение количества видов и сложности взаимоотношений было причиной возрастания неустойчивости модели сообщества и ее уязвимости при нарушении. Относительная стабильность в

сообществах, по-видимому, является результатом функции популяций отдельных видов и небольших групп контактирующих видов, а не видового богатства всего сообщества. Неизменность окружающей среды может обеспечить выживание многих видов, влияющих друг на друга в условиях сложного сообщества. Некоторые виды могут в таком случае иметь относительно стабильные популяции (вследствие зависимости от плотности), однако сложное сообщество может оказаться неустойчивым, если его среда нарушается. Работа Р. Мея наталкивает на вывод о том, что не сложность сообщества приводит к стабильности сообщества, а что стабильность среды позволяет развиваться сложным сообществам.

Такое заключение согласуется и с нашими представлениями: относительная стабильность природных популяций есть результат накопления сообществами в ходе эволюции видов, испытывающих влияние механизма буферности и эффекта зависимости от плотности. К этому можно добавить: а также разнообразия способов поведения популяции и средств популяционного контроля и выживания. Сообщества представляют собой сочетания видов, которые по-разному реагируют на флуктуации условий среды и по-разному взаимодействуют друг с другом. В дальнейшем мы исследуем значение различий между видами в данном сообществе.

Резюме

В природных сообществах одни видовые популяции широко флуктуируют по величине своей плотности, то есть по количеству особей на единицу площади, в то время как другие кажутся относительно стабильными. Если на них не воздействуют ограничивающие условия среды, то популяции увеличиваются в размерах с возрастающей скоростью, следуя экспоненциальной кривой. Таким образом, нормальный рост популяции ведет к ее неустойчивости. В конечном итоге популяции находятся в зависимости от способности местной природной среды обеспечить их существование, и динамика некоторых популяций следует сигмоидальной (логистической) кривой, стабилизируясь близ уровня предельной емкости данной среды, или близ уровня допустимой численности. Тем не менее многие популяции относительно неустойчивы и развиваются до тех пор, пока не превысят свою допустимую численность, после чего плотность популяции катастрофически падает до гораздо более низких значений. Предельная «емкость» окружающей среды сама по себе не стабилизирует размеры популяций.

Относительная стабильность популяций может быть результатом эффекта зависимости от плотности. Эти определяемые плотностью воздействия или: 1) уничтожают большую долю особей (или уменьшают рождаемость в расчете

на каждую особь) при росте популяции и таким образом обуславливают тенденцию к достижению популяцией ее верхнего предела, или 2) уничтожают меньшую долю особей (или увеличивают рождаемость на каждую особь) в условиях убывания плотности популяции и таким образом обуславливают тенденцию к установлению нижнего предела ее колебаний. Многие популяции обладают специальными буферными механизмами (такими, например, как стадии покоя), которые снижают потери популяций в периоды, когда среда становится прогрессирующе неблагоприятной.

При конкуренции между особями популяции в условиях, когда ресурсы среды ограничены, воздействие эффекта зависимости от плотности может в некоторых случаях стабилизировать популяцию. Напротив, конкуренция между двумя видами может привести либо к гибели одного из видов, либо к изменению их распределения или поведения, когда два вида выживают, очутившись в разных условиях среды или используя разные виды ресурсов. Хищники могут оказывать свое влияние по типу зависимости от плотности тем, что изымают увеличивающуюся долю популяции жертвы по мере возрастания ее численности, однако многие взаимодействия хищник — жертва неустойчивы. Симбиотические зависимости (мутуализм, комменсализм и паразитизм) являются важными аспектами определения допустимой численности для многих видов, но они не имеют особо важного значения для ограничения флуктуаций популяции. Некоторые виды, такие, как территориальные птицы, имеют саморегулирующие механизмы для стабилизации их популяции, однако большинство видов таких механизмов лишено. Некоторые зависимые от плотности формы контроля объединяют несколько эффектов влияния и среди них конкуренцию внутри границ данного ресурса, которая приводит к рассеиванию особей, терпящих ущерб в результате конкуренции, но это рассеянное размещение особей в свою очередь ведет к увеличению их смертности в результате поедания их хищниками.

Таким образом, не существует какого-либо одного механизма достижения и поддержания относительной устойчивости популяций. Некоторые виды сравнительно стабильны близ верхнего предела численности своей популяции под влиянием одного или более механизмов устойчивости. Многие другие виды флуктуируют в широких пределах, но продолжают существовать, так как эффект зависимости от плотности или механизмы буферности, которые действуют около нижнего предела численности популяции, предотвращают их вымирание. Такая относительная стабильность популяций в природных сообществах есть результат накопления сообществами в ходе эволюции видов, популяции которых обладают механизмами, ограничивающими их флуктуации.

Структура и видовой состав сообщества

Сообщество состоит из многих видов, которым свойственны разные типы популяционных флуктуаций и взаимоотношений друг с другом. Мы уже можем кое-что сказать о сообществе на основании списка его видового состава, но сам по себе такой список характеризует сообщество очень неполно. Мы хотим знать много больше о сообществе, а не только о его видовом составе: каково участие различных видов в структуре сообщества? как виды совместно создают сообщество как целое? что означает относительная значимость разных видов? что определяет число видов, входящих в состав разных сообществ? и т. д. Мы изучаем структуру и видовой состав сообщества для того, чтобы понять, каким образом организовано сообщество — эта живая система взаимодействующих меж собой видовых популяций.

Формы роста и жизненные формы

Изучением формы и структуры организмов занимается наука морфология. Это — важная область биологии, более важная, чем это часто принято считать в современной литературе, где принимаются как достоверные знания морфологии, накопленные поколениями биологов. Наше замечание относится главным образом к форме и структуре живых существ, на основании которых живые организмы классифицируют, узнают их приспособления к условиям среды и выясняют их уже известные эволюционные связи или же строят предположения о них. Переход от изучения структуры к изучению зависящей от структуры функции во многом содействовал развитию физиологической и химической биологии. При нашем исследовании природных сообществ вполне уместно вначале рассмотреть аспекты их структуры и только после этого перейти к их связям со средой и функциям. Изучает форму и структуру природных сообществ не морфология, а наука, называемая учением о внешнем виде сообществ, или *физиогномика*.

Структура планктонного сообщества обычно незаметна, но нельзя сказать, что она вообще не существует. В результате адаптации к жизни во взвешенном в воде состоянии

большая часть планктона — это микроскопические организмы, кратковременно живущие или быстро размножающиеся. Здесь нет массивных структур, и физиогномика планктонного сообщества ограничена довольно разреженным и изменчивым рассеянием микроорганизмов в воде. Более эффектный внешний вид появляется в сообществах организмов, обитающих на дне моря или прикрепленных к нему, — в зарослях гигантских бурых водорослей, в коралловых рифах с их совершенством формы и цвета, в скоплениях на глубоком дне океана животных, подобных по форме звезде, вееру или цветку. Однако физиогномика более часто и с большей пользой обсуждается при изучении наземных сообществ.

Чтобы описать формы наземных сообществ, необходимо прежде охарактеризовать главные типы форм растений, поскольку внешний вид сообществ — это результирующая форм растений, которые его слагают. Классы, или типы, форм растений называются *формами роста*. Ряд признаков растений: высота, древесный в отличие от травянистого или недревеснеющего тип роста, форма стебля, форма листа, листопадность или вечнозеленость листьев и т. д. — используется для определения форм роста. Формы роста не соответствуют (за малым исключением в некоторых системах) классификационным единицам растений, установленным таксономистами. Имеется множество систем форм роста, одна из которых представлена в табл. 3-1. Приведенный в ней список не полон и ограничивается формами роста, которые наиболее важны при определении структуры сообщества.

Другая система форм растений была предложена датским ботаником К. Раункиером. Вместо нескольких признаков, по которым характеризовались формы роста, К. Раункиер использовал один главный признак — положение переннирующих тканей относительно поверхности земли. «Переннирующие ткани» — это эмбриональные (меристематические) ткани, которые остаются в состоянии покоя в течение зимы или сухого периода и возобновляют рост тогда, когда наступает благоприятный сезон. Таким образом, переннирующие ткани включают почки возобновления, которые могут содержать миниатюрные побеги с листьями, распускающимися весной или в дождливый сезон, и семена. Поскольку переннирующие ткани дают возможность растениям выживать в неблагоприятный сезон, местоположение этих тканей является существенной чертой адаптации растений к климату. Чем суровее климат, тем меньшее число видов растений имеет почки, расположенные высоко над поверхностью земли и полностью подверженные действию холода или сильной сухости атмосферы. Среди наземных растений положение переннирующих тканей определяет пять главных типов растений, называемых *жизненными формами*.

Главные формы роста наземных растений

Деревья, крупные древесные растения, обычно значительно выше 3 м высоты

Иглолистные (главным образом хвойные — сосна, ель, лиственница, секвойя и т. д.)

Широколистные вечнозеленые (многие тропические и субтропические деревья преимущественно со средним размером листьев)

Вечнозеленые склерофильные (с жесткими, вечнозелеными, большей частью мелкими листьями)

Широколистные листопадные (листья опадают зимой в умеренной зоне или в сухой сезон в тропиках)

Колючие деревья (вооруженные шипами, во многих случаях со сложными опадающими листьями)

Розеточные деревья (неразветвленные, с кроной из крупных листьев — пальмы и древовидные папоротники)

Бамбуковые (одревеснелые злаки)

Лианы (древесные лазящие или вьющиеся растения)

Кустарники, небольшие древесные растения, обычно ниже 3 м высоты

Иглолистные

Широколистные вечнозеленые

Вечнозеленые склерофильные

Широколистные листопадные

Колючие кустарники

Розеточные кустарники (юкка, агава, алоэ, пальметто и т. д.)

Стеблевые суккуленты (кактусы, некоторые молочаи и т. д.)

Полукустарники (полудревесные, то есть с отмирающими в неблагоприятные сезоны верхними частями стеблей и ветвей)

Низкие кустарники, или кустарнички (низкие кустарники, простирающиеся около земной поверхности, высотой менее 25 см)

Эпифиты (растения, растущие целиком над поверхностью земли, на других растениях)

Травы, растения без многолетних надземных древесных стеблей

Папоротники

Злаковидные (злаки, осоки и другие злакоподобные растения)

Разнотравье (травы, отличающиеся от папоротников и злаков)

Таллофиты

Лишайники

Мхи

Печеночники

Фанерофиты — древесные растения, у которых почки возобновления находятся высоко над поверхностью почвы и полностью открыты воздействию атмосферы. Фанерофиты включают деревья, кустарники с произвольной минимальной высотой до 25 см, а также лианы и эпифиты, поддерживаемые в качестве опоры деревьями и кустарниками.

Хамефиты — различные растения с почками возобновления, расположенными выше поверхности земли, но ниже 25 см. Почки могут в меньшей мере подвергаться действию

а 3-1
е 3 м
ница,
еские
ьшей
енной
лож-
пных
ты
ебла-
тира-
дру-
очки
ы и
иты
ьной
ива-
вле-
ниже
твию

холода или сухих ветров, чем почки фанерофитов, и в районах холодного климата зимой они защищены снежным покровом. Хамефиты включают кустарнички и полукустарники, низкорослые суккуленты и розеточные кустарники, а в некоторых системах жизненных форм — мхи и лишайники.

Гемикриптофиты — многолетние травы с переннирующими тканями на уровне почвы. Не только снег в холодном климате, но и листовая опад или мертвые остатки растений могут защищать почки этих растений.

Геофиты — многолетние травы с переннирующими тканями, скрытыми в почве (луковицы, клубнелуковицы, клубни или корневища), благодаря чему они более полно защищены от воздействия приземного слоя воздуха.

Терофиты — недолго живущие однолетники или эфемерные травы, которые переживают неблагоприятные сезоны (или в некоторых случаях ряд неблагоприятных лет) только в виде семян.

Формы роста удобно использовать для характеристики структуры сообщества, так как виды определенной формы роста доминируют или просто наиболее заметны в сообществе. Использование жизненных форм, напротив, не преследует цели охарактеризовать структуру, а выявляет видовой, флористический состав сообщества — по числу видов различных жизненных форм. Если в сообществе или географическом регионе соотношение имеющихся здесь видов разных жизненных форм выразить в процентах, то эти проценты образуют так называемый *спектр жизненных форм* (табл. 3-2). «Нормальный», или глобальный, спектр был вычислен по репрезентативным данным о всех сосудистых растениях мировой флоры. Отклонения от этого спектра в различных направлениях отражают воздействия среды, и особенно климата, на характер адаптации растений в сообществах. Преобладанием фанерофитных видов, и прежде всего наличием большого числа деревьев, отличается тропический дождевой лес. Высокая доля фанерофитов в глобальном спектре является следствием большого количества видов деревьев в разных регионах распространения тропического дождевого леса. По направлению к более холодному климату видов деревьев становится меньше. В лесах умеренно холодной зоны и во многих злаковниках содержится наибольшее количество гемикриптофитов. В еще более холодных типах климата хамефиты (и кустарнички и таллофиты) могут преобладать над гемикриптофитами или содоминировать с ними. В пустынных типах климата преобладают терофиты или же они преобладают наряду с полукустарниками и фанерофитами (кустарниками).

Спектры жизненных форм — это только один вариант среди многих способов описания видового состава сообщества.

Таблица 3-2

Спектры жизненных форм

	Фанеро- фиты	Хаме- фиты	Гемикри- птофиты	Геофиты	Терофиты
Глобальный, или нор- мальный, спектр	46 ¹	9	26	6	13
Широтные серии (влаж- ные климаты)					
Тропический дождевой лес	96	2		2	
Субтропический лес	65	17	2	5	10
Лес умеренно теплой зоны	54	9	24	9	4
Лес умеренно холодной зоны	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
Серии влажности (уме- ренные широты)					
Мезофитный лес сред- неумеренной зоны	34	8	33	23	2
Дубовое редколесье	30	23	36	5	6
Сухой злаковник	1	12	63	10	14
Полупустыня		59	14		27
Пустыня		4	17	6	73

Таблица составлена по данным S. A. Cain, G. M. Castro, 1959; R. H. Whittaker, «Ecol. Monogr.», 30, 1960, p. 317; R. H. Whittaker, W. A. Niering, «Ecology», 44, 1965, p. 446.

¹ % от общего числа изученных видов. — Прим. ред.

Но как один из этих способов, они позволяют утверждать, что:

1. Сообщество — это сочетание различно приспособленных видов.

2. Характеристики этого сочетания отражают среду сообщества и относительное преобладание разных адаптаций в сообществе.

3. Эти характеристики изменяются по градиенту среды в направлениях, которые обычно объяснимы и в некоторых случаях более или менее предсказуемы.

Вертикальная структура

Читатель может заметить, что формы роста и жизненные формы имеют одну и ту же главную ось дифференциации растений — их высоту. В большинстве сообществ проявляется вертикальная дифференциация, или стратификация, иными словами, разные виды размещены на разной высоте над зем-

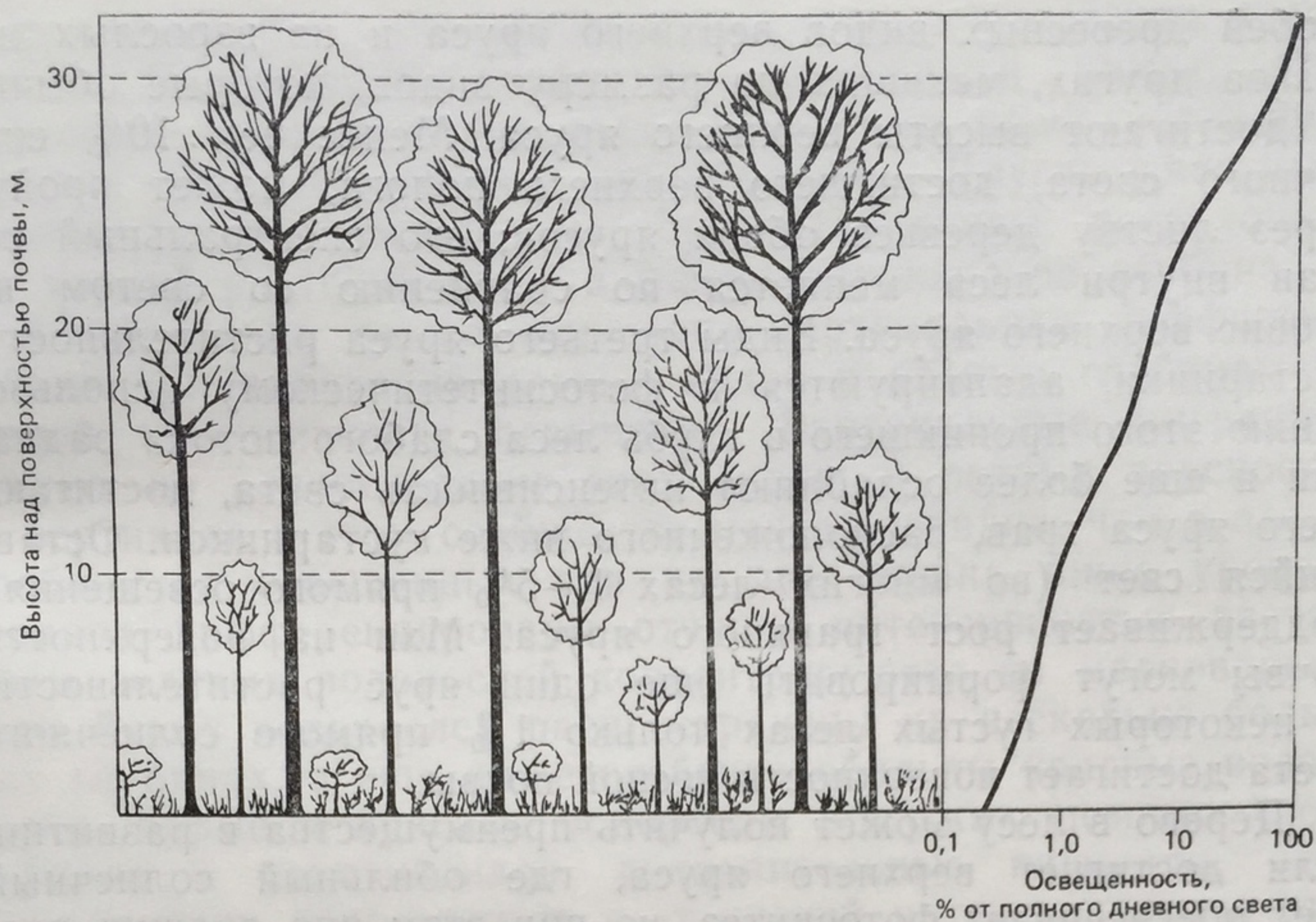


Рис. 3-1. Ярусность и условия освещения в лесу. Различные виды деревьев, кустарников и трав, имеющие листья на разной высоте над уровнем почвы (слева), адаптированы к неодинаковой интенсивности света (справа). Уменьшение освещенности является результатом поглощения солнечного света листвой.

лей или на разной глубине ниже водной поверхности. Виды занимают разное положение на вертикальном градиенте увеличения глубины в сообществе и, соответственно, уменьшения интенсивности света. Интенсивность света неизбежно уменьшается в направлении от верхней поверхности сообщества, которая полностью освещена солнцем, вниз; поглощение света организмами является главной причиной этого ослабления света с глубиной. В лесу можно наблюдать многоярусное сложение из нескольких форм роста (каждая из них может быть представлена несколькими видами), развивающихся одна выше другой и формирующих вертикальную структуру сообщества. Кустарниковые сообщества и злаковники — это также сочетание видов разной высоты, включая некоторые виды, затененные другими по крайней мере хотя бы часть дневного времени.

Деревья в лесу с их высоко расположенной листвой, полностью освещенной солнцем, формируют верхний полог, или верхний ярус (рис. 3-1). Поверхности листьев и ветвей полога крон деревьев могут поглощать и рассеивать более половины поступающей солнечной энергии, но ниже этого полога располагается еще нижний ярус небольших деревьев, поглощающих некоторую часть оставшегося неиспользованным света. Этот нижний ярус деревьев состоит из молодых

особей древесных видов верхнего яруса и из взрослых деревьев других, меньших по размеру видов, которые обычно не достигают высоты верхнего яруса. Менее чем 10% солнечного света, достигшего верхнего полога, может пройти через листву деревьев обоих ярусов; его спектральный состав внутри леса меняется по сравнению со светом на уровне верхнего яруса. Виды третьего яруса растительности, кустарники, адаптируются к фотосинтетическому использованию этого проникшего в глубь леса слабого потока радиации и еще более ослабляют интенсивность света, достигающего яруса трав, расположенного ниже кустарников. Оставшийся свет (во многих лесах 1—5% прямого освещения) поддерживает рост травяного яруса. Мхи на поверхности почвы могут формировать еще один ярус растительности. В некоторых густых лесах только 1% прямого солнечного света достигает поверхности лесной почвы.

Дерево в лесу может получить преимущества в развитии, если достигнет верхнего яруса, где обильный солнечный свет обеспечивает фотосинтез, но при этом оно должно расходовать много энергии, получаемой в результате фотосинтеза, на рост древесных тканей ствола и ветвей, поддерживающих листву верхнего яруса. Совершенно очевидны недостатки низкой освещенности, при которой должны жить лесные травы, но травам не нужно расходовать своего скромного поступления энергии от фотосинтеза на наращивание древесных тканей. Как адаптацию к градиенту интенсивности света структура леса включает следующий градиент форм роста: высокие и низкие деревья, высокие и низкие кустарники, высокие и низкие травы и напочвенные мхи. Вдоль градиента конструкция форм роста меняется от деревьев, одна крайность (высокое дерево с листвой в условиях полного освещения, с массивными поддерживающим стволом и структурой ветвей и с корневой системой, меньшей по массе, чем надземные органы), к травам, адаптированным к другой крайности (фотосинтез при низком уровне интенсивности света, небольшой вклад в надземную опорную структуру и накопление запаса питания в корневой системе, большей по массе, чем надземные органы).

Подобно тому как разные виды растений адаптировались к разному положению на этом вертикальном градиенте, так и разные виды животных в лесу также занимают неодинаковые высотные уровни. Одни группы видов птиц, например, могут питаться и гнездиться около земной поверхности, другие — в кронах кустарников и маленьких деревьев ниже верхнего яруса, третьи — в самом верхнем пологе. Разные виды членистоногих встречаются на разных уровнях: от древесного яруса к травяному ярусу и далее под поверхностью почвы. Группа животных — клещи и ногохвостки, тысячнож-

ки и многоножки, жужулицы и т. д. — распространена в основном в листовом опаде на поверхности почвы; эти животные, которых можно редко увидеть на поверхности при дневном свете, относятся к *криптозойным*. Другие животные встречаются в определенных горизонтах почвы; расположение корней растений тоже дифференцировано по глубине.

У планктона также выражена вертикальная дифференциация при адаптации разных видов к разным глубинам и разной интенсивности освещения. Вертикальные миграции влияют на распределение этих видов, и потому ярусность по вертикали в этом сообществе менее очевидна, чем в лесу. Сообщества освещенных зон на дне океана ниже уровня прилива дифференцированы отчасти интенсивностью света. Виды зеленых водорослей концентрируются на мелководье, виды бурых водорослей распространены на несколько больших глубинах, а еще ниже особенно обильны красные водоросли. Бурые и красные водоросли содержат, помимо хлорофилла и каротиноидов, дополнительные пигменты, что позволяет им использовать свет низкой интенсивности и отличный по спектральному составу от света в мелководьях. Вертикальная дифференциация, таким образом, является общей чертой природных сообществ.

Горизонтальная структура

Мы говорим, что растения формируют ковер на поверхности почвы в лесу, но у этого ковра свой собственный орнамент. Допустим, мы расположили в случайном порядке в лесу сотню площадок, каждая в один квадратный метр, и зарегистрировали в каждой из них присутствие растений нижних ярусов. Мы можем тогда поставить два вопроса о характере горизонтального распределения растений.

Вопрос первый: распределены ли особи растений случайно или они в какой-то степени сгруппированы? Чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим встречаемость на изучаемой территории некоторых гипотетических видов, особи которых распределяются случайно, а их листья покрывают лишь малую часть поверхности почвы. Распределение Пуассона пригодно для описания размещения количества особей на опытных площадках: скажем, из общего числа особей одного вида растений, размещенных на 100 площадках, 61 площадка не имеет вообще растений вида, 30 — имеют по одной особи вида, 8 — по две особи и 1 — три особи вида. (Распределение Пуассона для случайного распределения особей может быть описано первым уравнением табл. 3-3. Для данной средней плотности расположения растений на площадках — 0,5 особей на 1 м² — распределение Пуассона может быть вычислено способом, показанным в табл. 3-3, А.)

Таблица 3-3

Распределение Пуассона и критерии контагиозности

А. Распределение Пуассона

$$f = e^{-m}, me^{-m}, \frac{m^2 e^{-m}}{2!}, \frac{m^3 e^{-m}}{3!}, \dots$$

для площадок, содержащих 0 особей, 1 особь, 2 особи и т. д. Здесь f — относительные (десятичные) частоты площадок, содержащих 0, 1, 2, 3, ... особей; m — среднее количество особей на площадке; e — основание натурального логарифма и ! — факториал. Для выборки из 100 площадок с $m = 0,5$:

$$F = 100f = 60,6; 0,5 \times 60,6; 0,25 \times 60,6/(1 \times 2); 0,125 \times 60,6/(1 \times 2 \times 3) \dots$$

$$= 60,6 \quad 30,3 \quad 7,58 \quad 1,26$$

Б. Критерий «хи-квадрат»

	Количество особей на участках				
	0	1	2	3	4
Распределение Пуассона ($m = 0,5$)	60,6	30,3	7,58	1,26	0,16
Реальное распределение ($m = 0,5$)	80	4	5	8	3
Разница (d) (объединяя 3 и 4)	+19,4	-26,3	-2,58	9,58	

«Хи-квадрат», $\chi^2 =$

$$\sum (d^2/F)$$

$$= \frac{376}{60,6} + \frac{692}{30,3} + \frac{6,7}{7,6} + \frac{91,8}{1,42} =$$

$$= 6,2 + 22,8 + 0,9 + 64,6 = 94,5$$

Вероятность (с двумя степенями свободы) менее чем 0,001

В. Отношение дисперсии к среднему

$$\text{Дисперсия } V = \frac{\sum (x - m)^2}{n - 1} = \frac{\sum (x^2) - (\sum x)^2/n}{n - 1} =$$

$$= [80(0 - 0,5)^2 + 4(1 - 0,5)^2 + 5(2 - 0,5)^2 + 8(3 - 0,5)^2 + 3(4 - 0,5)^2]/99 =$$

$$= (20 + 1 + 11 + 50 + 37)/99 = 1,20$$

$$\text{Дисперсия/среднее} = 1,20/0,5 = 2,4$$

Распределение особей на изучаемых площадках будет соответствовать закономерности Пуассона только в том случае, если это распределение является случайным, то есть если положение каждой особи в пространстве определяется факторами, не зависящими от тех, какие определяют положение других особей. Но это редкий случай. Самые разнообразные факторы могут вынудить особи расти ближе друг к другу, соединяться в группы. Если особи образуют группы, то структура распределения числа особей на площадках изменится: будет больше площадок с большим числом особей и, следовательно, еще больше площадок без особей при

3-3
заданном общем количестве особей. Групповое распределение называется *контагиозным*. В качестве теста, показывающего, существенно или нет расхождение между реальным распределением данного количества особей на площадках и распределением Пуассона, вычисленным для того же количества особей и площадок, может быть использован расчет «хи-квадрат». Табл. 3-3, Б иллюстрирует реальное распределение особей растения на квадратах и критерий контагиозности «хи-квадрат». Мы заключаем, что это распределение является контагиозным, так как критерий показывает, что имеется менее чем один шанс из тысячи для того, чтобы реальное распределение соответствовало распределению Пуассона.

Если мы допускаем, что распределение является контагиозным, то было бы желательно выяснить и то, какова степень этой контагиозности. Этот вопрос до некоторой степени отличен от расчета с использованием критерия «хи-квадрат». Имеется ряд подходов к измерению степени контагиозности. Например, можно использовать отношение дисперсии к среднему значению. Так как дисперсия распределения Пуассона равна среднему, это отношение для случайного распределения равно 1. В случае если отношение значительно выше 1, предполагается контагиозное, или групповое, распределение, а при отношении меньше 1 особи распределены в пространстве более равномерно, чем это можно предположить при случайном распределении. Тип распределения, при котором особи тяготеют к равномерному размещению в пространстве, называется *равномерным*, или *регулярным* (рис. 3-2). Для нашего примера реальное распределение в табл. 3-3, В показывает отношение дисперсии к среднему, равное 2,4, что свидетельствует об умеренной контагиозности.

Регулярность, по-видимому, является исключением, и ее трудно продемонстрировать в природных сообществах. Некоторые растения проявляют тенденцию к довольно равномерному распределению, в том числе кустарники в некоторых пустынях, для которых, по-видимому, более вероятна ситуация, когда один кустарник растет дальше от соседнего кустарника того же вида (следовательно, вне границ влияния его корневой системы). Певчие птицы делят сообщество на территории, и каждый самец вида устанавливает и защищает свою территорию, где пара гнездится и питается; размеры этих территорий могут быть одного порядка для всех пар данного вида в сообществе. Кажется очевидным, что взаимоотношения между птицами приводят к распределению, которое ближе к равномерному, чем случайному. Тем не менее у пустынных кустарников и у певчих птиц равномерность распределения трудно доказать статистически.

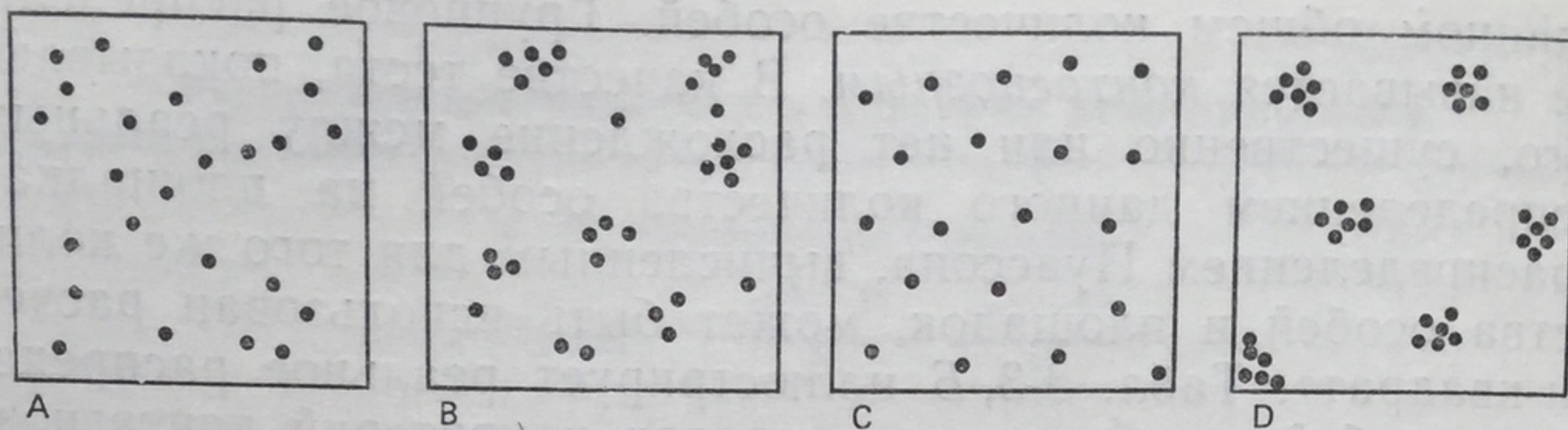


Рис. 3-2. Четыре типа распределения популяции в сообществе. А. Случайное распределение (явно нерегулярное). В. Групповое, или контагиозное. С. Равномерное, или отрицательно контагиозное. D. Комбинированное: тесно сгруппированные колонии особей равномерно распределены в пределах сообщества.

Отклонения от случайного распределения к контагиозному действительно очень обычны и легко выявляются при учетах. Совершенно очевидно, что растения травяного яруса в лесу концентрируются в «пятна» с небольшим количеством особей в пространстве между ними. В этом случае могут быть по крайней мере три причины для формирования таких пятен.

1. Характер распространения диаспор от материнских растений. Семена могут падать близко от материнского растения, формируя скопление молодых растений, после того как прорастут семена. Растения, распространяющиеся от родительского экземпляра при помощи побегов или корневищ, могут образовывать группы особей или надземных побегов, которые еще связаны друг с другом.

2. Различия в среде. Травяной ярус лесов — это мозаика пятен, получающих каждый больше или меньше света, проходящего через полог деревьев. Таким образом, неодинаковость освещения может обусловить развитие пятен трав. Микрорельеф или какие-либо другие неоднородности свойств почвы также могут стать причиной мозаичности травяного яруса.

3. Взаимоотношения видов. Один вид может зависеть от другого (например, трава паразитирует на корнях дерева), или популяция вида трав будет плотнее под деревьями определенного вида вследствие влияния деревьев на почву. Пятна видов трав могут встречаться также вокруг деревьев определенного вида или под ними; виды трав могут распределяться контагиозно и вне зависимости от того, есть или нет соответствующие виды деревьев. Если главный вид формирует скопления и из них исключаются некоторые второстепенные виды, эти второстепенные виды будут иметь неслучайное распределение и концентрироваться в пространстве между пятнами главного вида.

Понятно, что эти три случая контагиозности могут различно комбинироваться друг с другом. Воздействие первого из

факторов (в отсутствие двух других) способно даже привести распределение к случайному, если для этого достаточно времени. Однако второй и третий случаи предполагают дифференциацию сообщества в горизонтальном направлении. Такая дифференциация встречается как результат влияния микрорельефа во многих нелесных сообществах. Скальные почвы вызывают сложную мозаику различий в толщине почвы и ее свойств, в характере защиты растений выходами скал, в условиях стока воды со скальных поверхностей. Разные виды растений реагируют особенностями своего распределения в сообществе на эти различия микроместообитаний. Многие болота имеют мозаику повышений и понижений, занятых разными видами растений на их разных уровнях. Морозное вспучивание грунта определяет характерную мозаику в арктических и некоторых высокогорных сообществах. В некоторых тундровых сообществах (тип биома 16, глава 4) повторяющееся чередование промерзания и таяния почв отделяет камни от тонкого мелкозема и «упорядочивает» их в сеть многоугольников. В соответствии с такой полигональной структурой почвенного покрова развивается резко выраженная пятнистость в растительных сообществах. В тундре можно встретить и полосчатые почвы, и террасы на склонах или буграх. В этих случаях распределение растительности оказывается контагиозным, даже если контагиозность выражается чаще в форме параллельных лент, чем отдельных пятен.

Различная степень контагиозности проявляется также в популяциях животных. Морские животные планктона и рыбы могут определенно группироваться в стаи. Эти группы нелегко изучать; исследователь, оснащенный соответствующим оборудованием, опускается в океан для учетов популяции, которая обычно невидима с поверхности, границы которой трудно зафиксировать и которая «успевает» изменить свое распределение даже в течение времени учета. Это все равно, что поймать облако, но поиску популяций помогает разнообразная техника. Более легко исследуется мозаичность в сообществах наземных животных. У большинства мелких лесных животных проявляется, вероятно, контагиозное распределение со степенью скученности, достигающей максимума в колониях муравьев. Каждый из видов может иметь свой собственный уровень группирования и свою собственную мозаику расположения групп в пространстве.

Итак, мы получили ответ на наш первый вопрос о характере горизонтального распределения растений. Вопрос второй: в какой степени распределения разных видов зависят друг от друга? Площадки травяного яруса можно изучить также, определив, насколько связаны между собой встречающиеся на них виды. Используем с этой целью таблицу

числа площадок, содержащих один, или оба, или ни одного вида из пары видов *A* и *B* (табл. 3-4). Критерий «хи-квадрат» может показать вероятность того, как распределяются в сообществе два вида: независимо или они сопряжены друг с другом. Пример в табл. 3-4 дает величину «хи-квадрат», равную 4,6, что означает вероятность менее одной двадцатой того, что виды *A* и *B* распределяются независимо. Сопряженность распределений двух видов является существенной, хотя это, вероятно, нельзя установить непосредственно в поле (особей вида *A* встречается больше вне площадок, содержащих вид *B*). Для измерения степени сопряженности распределений могут быть использованы другие меры, которые ранжированы от 0 (для видов, распределенных независимо друг от друга) до 1,0 (полная сопряженность распределений, или их совпадение) и -1,0 (полная несопряженность, или отталкивание). Одна из этих оценок (табл. 3-4) имеет значение 0,194, которое статистически значимо, но показывает довольно слабую сопряженность видов *A* и *B*. Выраженность связи распределений видов в сообществе в некоторых случаях мы вправе также измерить как корреляцию видов. Имеется, например, возможность сравнить количество особей двух видов на площадках с помощью коэффициента ранговой корреляции.

Сопряженность, или корреляционная связь, между видами не всегда является сильной, а многие пары видов в сообществе могут ее вообще не показать. Тем не менее среди видов сообщества одни виды обычно сопряжены положи-

Таблица 3-4

Сопряженность видов

		Вид В		
		Присутствует	Отсутствует	
Вид А	Присутствует	$a = 17$	$b = 22$	$a + b = 39$
	Отсутствует	$c = 13$	$d = 48$	$c + d = 61$
		$a + c = 30$	$b + d = 70$	$F = 100$

Критерий «хи-квадрат» сопряженности видов

$$\chi^2 = \frac{[(ad - bc) - 0,5F]^2 \times F}{(a + b)(a + c)(b + d)(c + d)} = 4,6$$

Вероятность (одна степень свободы) менее чем 0,05.

Коэффициент сопряженности Коула (1949)

$$C_a = \frac{ad - bc}{(a + b)(b + d)} = 0,194 \text{ (для случая, когда } ad \geq bc)$$

тельно и имеют тенденцию встречаться вместе, тогда как другие сопряжены отрицательно и проявляют тенденцию встречаться раздельно. Можно предположить, что паразиты и насекомые, питающиеся одним видом растений, покажут сопряженность со своим хозяином или кормовым видом. Положительная сопряженность может означать также, что виды или зависят друг от друга, или сходным образом реагируют на микровариации среды внутри сообщества. Отрицательные сопряженности могут означать либо то, что один из видов имеет тенденцию исключать другой, определенным способом влияя на его популяцию, либо то, что два вида по-разному реагируют на неоднородность среды обитания.

Таким образом, различия в среде и взаимодействия между видами могут быть причиной и контагиозности особей видов, и сопряженности между ними. Контагиозность и сопряженность видов в природе относительны. Каждый из видов в сообществе имеет свою собственную мозаику распределения популяции, часто зависимую от мозаик распределения других видов и все же обычно не полностью похожую на них. Если представить себе лес в виде мозаики, в которой переплелись распределения нескольких дюжин разных видов растений и сотен видов животных, то сложность и тонкость такого переплетения в сообществе будут вполне очевидны. Можно признать, что в пределах большинства сообществ действительно существует заметная горизонтальная дифференциация и что различные виды по-разному зависят от нее.

Временные зависимости

Мы обсуждали дифференциацию сообществ в пространстве, однако существует еще и дифференциация во времени. Условия среды природных сообществ ритмично изменяются; в большинстве случаев свет, температура и другие факторы среды имеют суточные и годовые циклы. В некоторых сообществах, и прежде всего на побережьях океана, существуют также сложные ритмы жизни в связи с попеременностью приливов и отливов. Физиология и поведение организмов реагируют на периодичность изменения условий среды во многих случаях путем соединения, или сопряжения, внутренних функциональных ритмов организма с ритмами среды. Мы считаем ритмы функцией природных сообществ в их адаптации к ритмам среды.

На коралловых рифах Гавайских островов в дневное время активны многие виды рыб разнообразных и удиви-

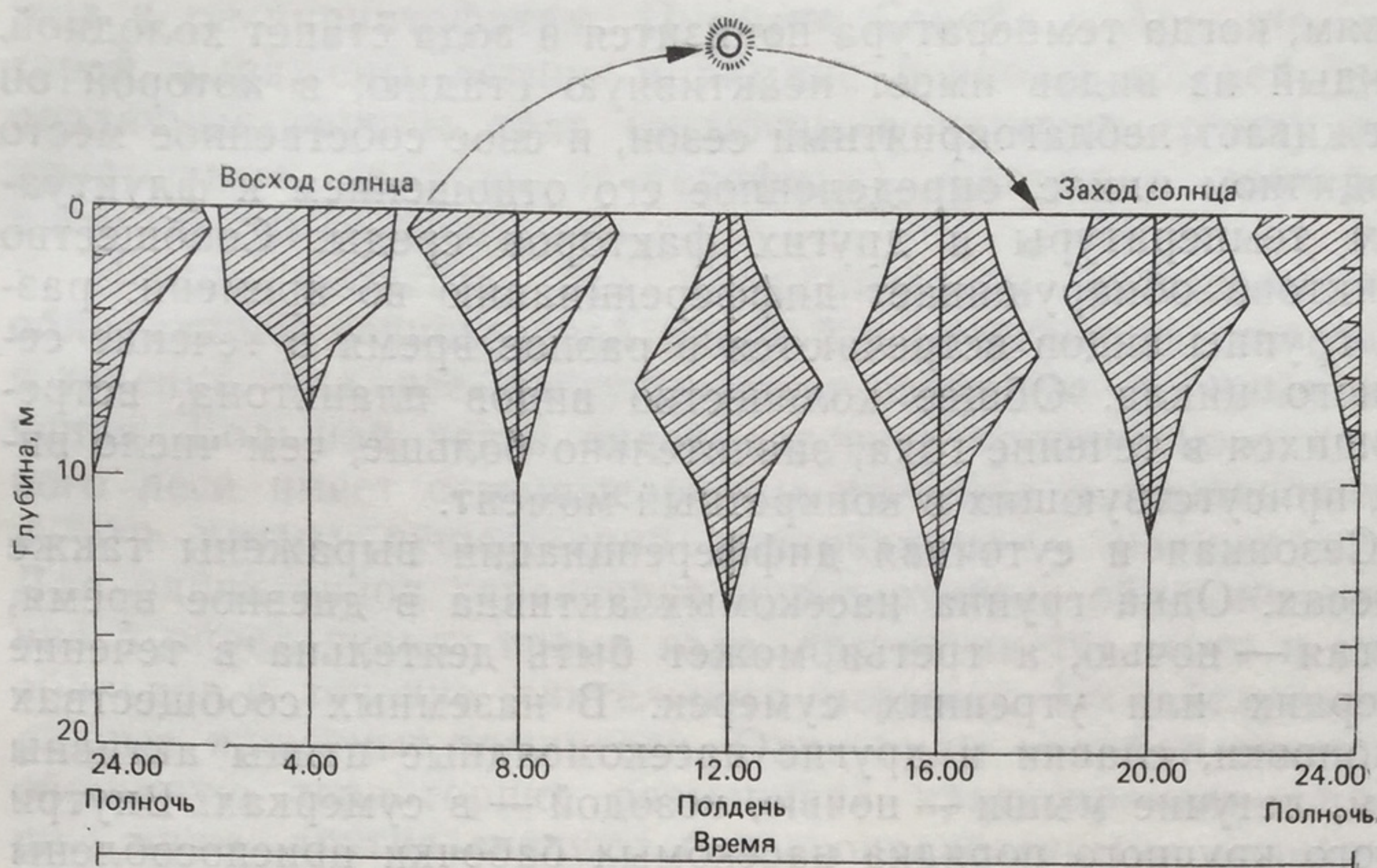


Рис. 3-3. Вертикальная миграция зоопланктона в пресноводном водоеме. В течение суток особи перемещаются на несколько метров вверх и вниз. Популяция в целом смещается в глубину в дневное время при максимальном освещении и поднимается к поверхности ночью. Ширина заштрихованных многоугольников пропорциональна числу особей на различной глубине.

сильно поедается животными в ночное время. Однако закономерности перемещения могут быть совсем разными у различных видов планктонного сообщества. Расстояния миграции меняются от сантиметров у одноклеточных жгутиковых до многих метров для более крупного морского зоопланктона. Популяции некоторых видов во время вертикальных миграций формируют в толще океана глубокий рассеивающийся слой, который отражает звуковые волны, пропускаемые через воду эхолотом для измерения глубин. Популяция животных может вызвать отражение, которое регистрируется прибором как дно,—серьезная ошибка, имеющая к тому же суточный цикл.

Популяции планктона быстро флуктуируют во многих водоемах при замещении одних видов другими в течение периодов, равных дням или неделям. Ряд главных видов доминирует в планктоне на протяжении года. Так, в пресноводных озерах в зимнем планктоне могут преобладать виды диатомовых и золотистых водорослей. Поздней весной и ранним летом, как только вода прогревается, они замещаются десмидиевыми и другими зелеными водорослями. Во время пика летних температур синезеленые водоросли могут преобладать или содоминировать с зелеными водорослями; доминирование возвращается к зеленым и золотистым водо-

рослям, когда температура понизится и вода станет холодной. Каждый из видов имеет неактивную стадию, в которой он переживает неблагоприятный сезон, и свое собственное место в годичном цикле, определенное его отношением к флуктуациям температуры и других факторов среды. Сообщество планктона обнаруживает дифференциацию во времени: разные группы видов встречаются в разное время в течение сезонного цикла. Общее количество видов планктона, встречающихся в течение года, значительно больше, чем число видов, присутствующих в конкретный момент.

Сезонная и суточная дифференциации выражены также в лесах. Одна группа насекомых активна в дневное время, другая — ночью, а третья может быть деятельна в течение вечерних или утренних сумерек. В наземных сообществах мухоловки, славки и другие насекомоядные птицы активны днем, летучие мыши — ночью, козодой — в сумерках. Внутри одного крупного порядка насекомых бабочки приспособлены для дневных полетов, а большинство молей — для ночных. Эволюция среди бабочек вела к ярким окраскам; многие из них летают быстро или по неопределенной траектории, что затрудняет их захват птицами. Некоторые виды несъедобны для птиц и имеют специфическую предупреждающую окраску. Эволюция выработала у многих видов молей ряд отличительных черт: тусклую окраску и медленный полет под защитой сумерек или темноты, вдобавок многие моли покрыты сверху неприкрепленными чешуйками, что позволяет им в ряде случаев ускользнуть от хищника и из паутины. У некоторых молей в процессе эволюции возникли органы слуха, которые обнаруживают звуки, издаваемые летучими мышами для определения местонахождения своей жертвы в темноте. Улавливая эти звуки, моли делают зигзаг в полете и благодаря этому избегают столкновения с летучей мышью. Таким образом, ночь и день — это время активности различных групп видов хищников и жертв, которые в процессе эволюции приспособились друг к другу.

Смена сезонов характеризуется появлением разных групп цветущих растений и групп насекомых, посещающих цветки. В листопадных лесах умеренной зоны клайтони, печеночницы, кандык собачий зуб и другие травы развивают листья и соцветия рано весной еще до распускания листьев на деревьях. Другие группы видов имеют свой максимум роста и цветения поздней весной и летом, в то время как третьи, среди которых астры и золотарники, цветут в конце лета и осенью. Разная окраска цветков преобладает в разные сезоны, и некоторые из этих окрасок — адаптация для привлечения опылителей. Многие виды весенних трав являются геофитами, большинство летних видов принадле-

жит к гемикриптофитам. Пустыня Сонора в Аризоне, в которой выражены летние и зимние периоды дождей, имеет различные группы трав (включая в каждую группу гемикриптофиты, геофиты и терофиты), цветущих поочередно в эти сезоны дождей.

Можно полагать, что в тропическом дождевом лесу, обладающем вечнозеленой листвой и растениями, цветущими в течение года, все же существуют заметные сезонные изменения. Большая часть видов деревьев тропического дождевого леса имеет сезонные ритмы цветения и плодоношения, и эти ритмы существенно различаются у разных видов. Для одних видов характерно пульсирующее обильное цветение в определенное время года, другие цветут, хотя и менее обильно, в течение длительного периода. Их обслуживают разные животные-опылители. Одни виды колибри посещают обширную территорию, разыскивая кратковременно цветущие виды, другие следуют более определенными маршрутами поиска, вдоль которых они кормятся на любых доступных цветках не обильно цветущих видов. Некоторые растения имеют даже тесную приспособленность к опылителям; среди эпифитных орхидных растений есть виды, каждый из которых опыляется единственным видом пчел с сезонным ритмом жизненного цикла, соответствующим таковому у орхидных.

Необильно в течение длительного периода цветущие виды и виды с пульсирующим, повторным в течение года обильным цветением характеризуются соответственно длительным необильным и пульсирующим обильным плодоношением с разными адаптациями к распространению семян. В тропическом сезонном лесу в Панаме выявлены три главных типа плодоношения в зависимости от сезонов. Крупные плоды некоторых видов доступны в течение коротких периодов с мая по июль и распространяются главным образом агути — крупным грызуном, который прячет плоды впрок так же, как это делают белки в лесах умеренной зоны. Вторая группа меньших по размеру плодов разносится ветром, и они опадают в разное время, в основном между декабрем и апрелем, то есть в наиболее сухой и ветреный период года. Семена третьей группы самых мелких по величине плодов разносятся птицами и млекопитающими, проходя неперева-ренными через их пищеварительный тракт; многие из них представляют длительно плодоносящие виды, плоды которых созревают в течение большей части года или в течение всего года. Растения лесов умеренной зоны и тропических лесов эволюционировали в направлении различных способов цветения и плодоношения, различных форм приспособления к сезонному циклу, а также к опылению их цветков и распространению диаспор с помощью животных и ветра.

Дифференциация ниш

Очевидно, что каждый из видов имеет свое собственное время пребывания и свое место в сообществе, отличающие его от других видов. Это наблюдение представляет большой эволюционный интерес.

Мы можем выбрать три разных аспекта зависимости вида от окружающей среды. *Ареал* вида — его географический ранг, его распространение в пространстве, которое можно показать на карте. *Местообитание* вида — тот тип среды, где вид встречается; эта среда может характеризоваться физическими и химическими показателями, высотой над уровнем моря, положением в рельефе и т. д. или типом сообщества. Вид в различных частях ареала может занимать ряд различных местообитаний, то есть более чем один специфический тип местообитания. В пределах каждого местообитания можно описать позицию вида в пространстве, времени и функциональные связи с природным сообществом, занимающим это местообитание. Позиция вида в сообществе в зависимости от других видов является его *нишей*.

Таким образом, *ниша* — это термин, употребляемый для обозначения специализации популяции вида внутри сообщества. Едва ли стоит сомневаться в эволюционных преимуществах специализации, которые мы широко наблюдаем в природных сообществах.

Для популяции вида решающим преимуществом является высокая степень защиты от конкуренции с другими видами. Мы можем вспомнить трактовку существа конкуренции, данную в главе 2. Эксперименты Гаузе и уравнения конкуренции Лотки — Вольтерры (см. табл. 2-3, Б) в основном согласуются. Если два вида являются прямыми конкурентами, которые используют одни и те же ограниченные ресурсы среды в одном и том же пространстве и в одно и то же время, то при равновесном состоянии сообщества один из видов будет вымирать. Однако если два вида различаются по своим потребностям или занимаемому пространству в экспериментальной культуре, то они могут сосуществовать в длительном популяционном балансе. Они могут также сосуществовать, если их популяции или подвержены воздействию разных контролирующих факторов, или ограничены разными ресурсами либо посредством иных средств регуляции популяций. Мы сказали, что они могут сосуществовать, занимая различное «пространство» в культуре, и мы можем расширить эти наблюдения над видами в сообществах в двух аспектах. Виды могут сосуществовать в данном районе, если они встречены в разных условиях среды как члены разных сообществ. Такого рода различия, как мы иллюстрировали это на примере рачков в главе 2, есть раз-

личия *местообитаний*. Но виды могут сосуществовать и в пределах сообщества, если они, каждый по-своему, зависят от наличия ресурсов и присутствия других видов в сообществе. Такие различия позиций видов в пределах определенного сообщества (а именно они и обсуждаются в этой главе) есть различия *ниш*. Виды могут сосуществовать в стабильном сообществе, если они отличаются друг от друга по положению в горизонтальной или вертикальной структуре сообщества, по сезонному ритму, по отношению к используемым ресурсам, по типу взаимодействия с другими видами или по особенностям управления численностью популяции, — то есть если их ниши различны.

Представление, что два вида не могут длительно сосуществовать в одной нише, известно как *принцип Гаузе* (хотя ряд ученых внесли свой вклад в его формулировку), или *принцип конкурентного исключения*. Мы применяем этот принцип к сообществам в форме трех утверждений, вытекающих одно из другого. 1. Если два вида занимают одну и ту же нишу в одном стабильном сообществе, то один из них будет вымирать. 2. Нет двух видов в стабильном сообществе, которые являются прямыми конкурентами, ограниченными одним и тем же ресурсом; различие ниш видов ведет к уменьшению конкуренции между ними. 3. Сообщество — это система взаимодействующих, дифференцированных по нишам видовых популяций, которые имеют тенденцию дополнять друг друга в большей мере, чем прямо конкурировать за использование пространства сообщества, времени, ресурсов и возможных типов взаимодействий.

Многое из того, что было сказано о разнообразии форм роста и жизненных форм в сообществах, обретает бóльшую убедительность благодаря концепции дифференциации ниш. Различия форм роста среди растений в сообществе являются видимой иллюстрацией разграничения ниш этих растений. Их дифференцированные ниши могут включать тем не менее широкий спектр функциональных зависимостей — в физиологии, жизненных циклах и функции популяции, в приспособлении к другим видам, — из которых только некоторые имеют в какой-то степени явное отражение в формах роста.

Разнообразие ниш среди видов сообщества возросло в процессе эволюции благодаря невыгодности для одного или обоих видов отбора в направлении прямой конкуренции по сравнению с преимуществами отбора в сторону дифференциации ниш (надежное обеспечение ресурсами разного типа как условие поддержания обоих видов, относительная независимость от конкуренции за эти ресурсы с другими видами). Этот процесс отбора для пары видов при одном признаке ниши можно представить так, как показано на рис. 3-4.

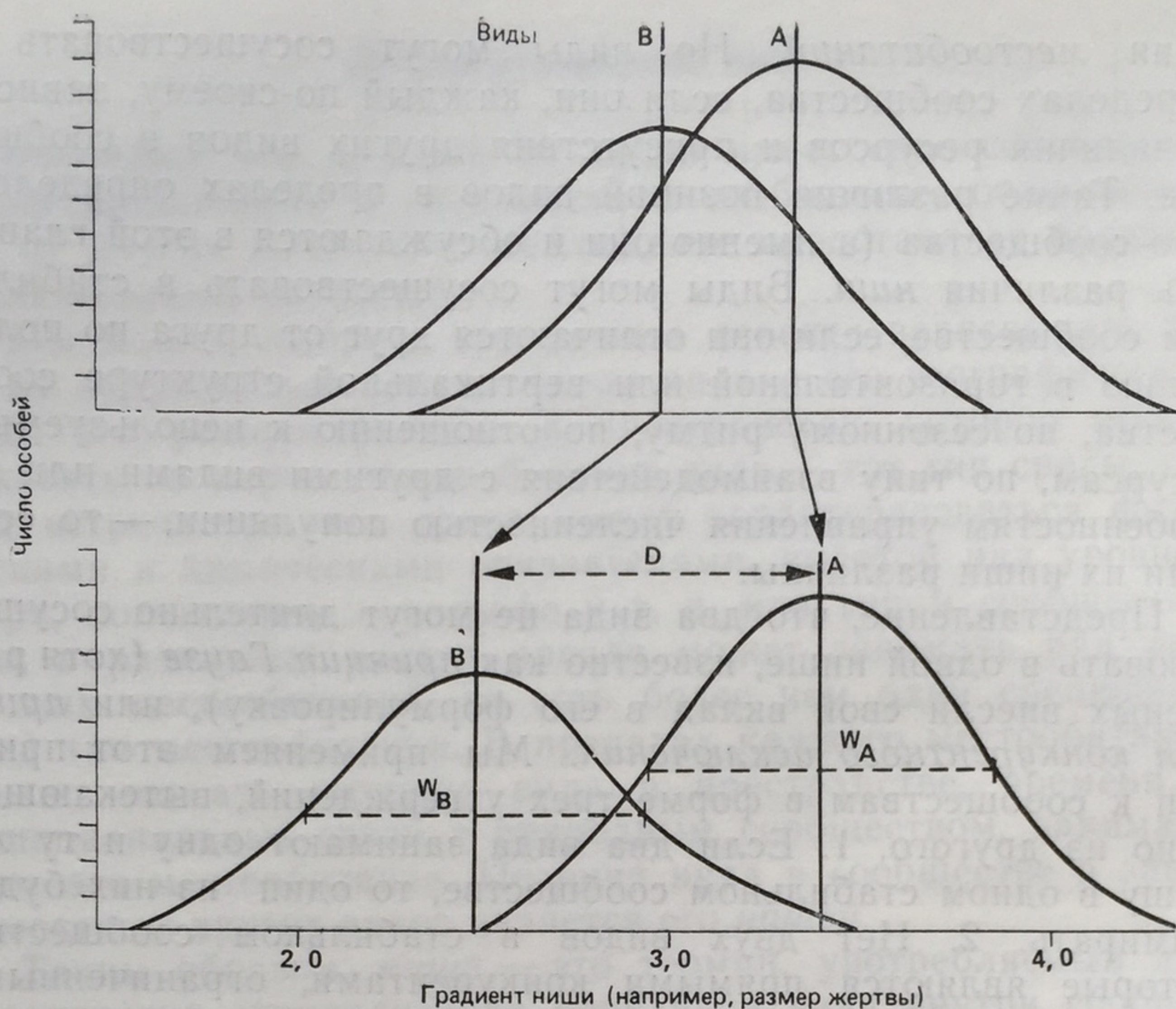


Рис. 3-4. Возникающая в результате отбора дивергенция ниш двух видов. *Вверху.* Два вида с широко перекрывающимися друг друга параметрами ниши (такими, например, как выбор среднего размера жертвы). Конкуренция уменьшает выживаемость особей, выбирающих жертвы размером около 3,0, и, следовательно, отрицательно влияет на отбор генов, определяющих выбор такой жертвы. *Внизу.* Виды различаются по среднему размеру выбираемой жертвы, как это показано стрелками, связывающими средние размеры жертв этих видов.

Две популяции вначале широко перекрыты по какому-то признаку ниши, например по размеру жертвы, потребляемой двумя видами хищников. Особи каждого вида имеют генетически заданный предпочтительный средний размер пищи, и когда особи вида *B* конкурируют с особями вида *A* за одну и ту же пищу, *A* имеет преимущество перед *B*. Выживание особей *B*, приспособленных к таким размерам жертвы, при котором ниши видов перекрыты, меньше, чем выживание особей, приспособленных к размерам пищи за пределами этого перекрытия и, следовательно, свободных от конкуренции с *A*. Частота генов, обеспечивающих адаптацию *B* к размерам жертвы в диапазоне, где он конкурирует с *A*, уменьшается относительно частоты генов адаптации *B* к захвату мелких жертв. Средний состав популяции *B* сдвигается (он сдвигается и у *A*) до тех пор, пока два вида, хотя они могут все еще перекрывать друг друга в выборе жертвы,

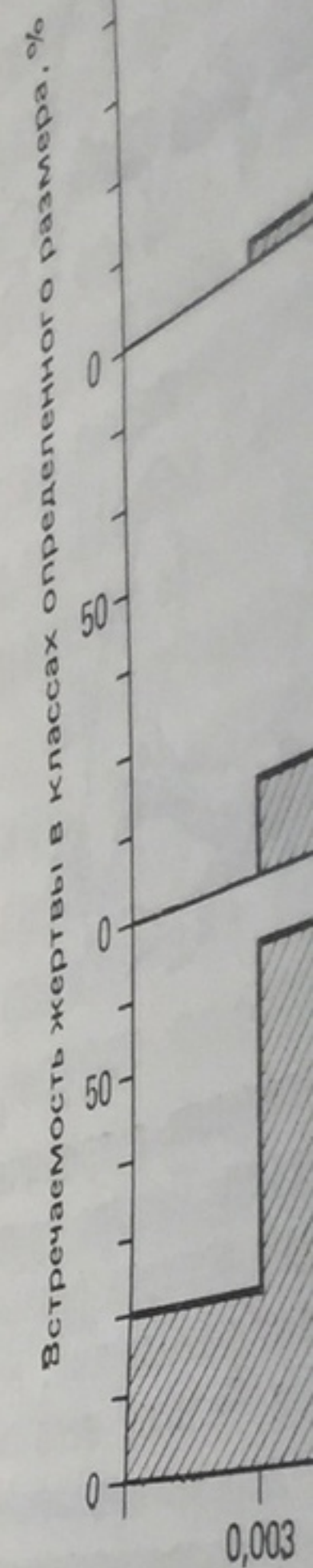


Рис. 3-5. Размеры жертвы (в %) для австралийской пустырницы приведен с

не адаптируются
пользуемых для
Если два вида
градиент ресурса
одновременно. Р.
связаны друг с
ства, гильдий. Е
ресурса между с
ность ниш. Нап
несколько видо
вида ящериц мо
по своим разме
распределяются
ящериц потребл
(в основном эт
Во многих случ
порционные сре
ляют. Это поло
группами голубей
плодами (рис. 3.

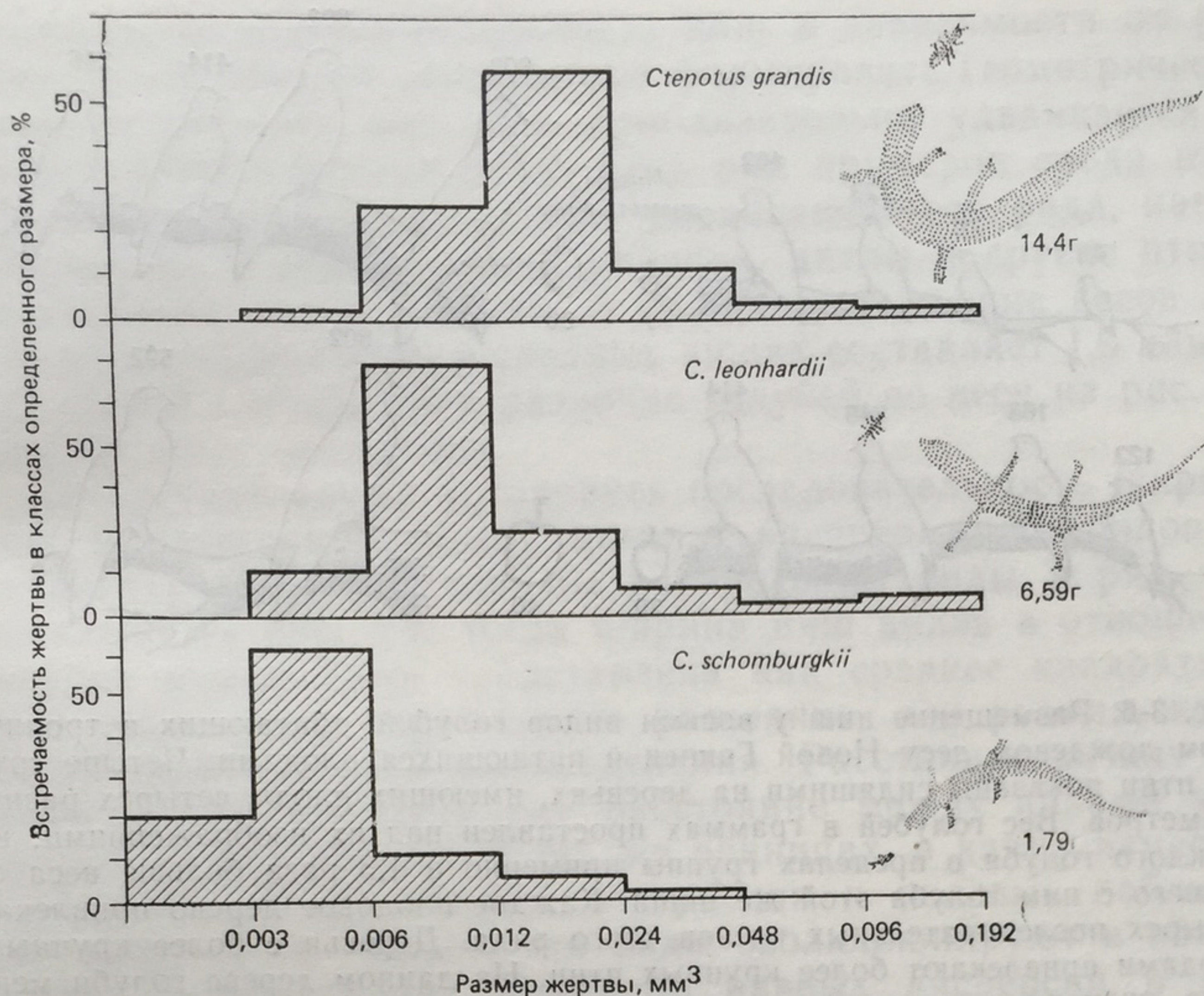


Рис. 3-5. Размеры жертв для трех видов гильдий ящериц. Встречаемость жертвы (в %) для классов определенного размера показана на графике в логарифмической шкале для трех видов рода *Ctenotus*, обитающих в Австралийской пустыне и питающихся в основном термитами. Средний вес ящериц приведен справа. (E. R. Pianka. «Ecology», 50, 1969, p. 1012.)

не адаптируются к вполне разным размерам животных, используемых для пищи.

Если два вида могут таким образом делить между собой градиент ресурса, то это могут сделать и несколько видов одновременно. Р. Б. Рут назвал группу видов, которые тесно связаны друг с другом своими нишами в пределах сообщества, *гильдией*. Если несколько видов гильдии делят градиент ресурса между собой, они могут формировать последовательность ниш. Например, в пустынях Австралии встречается несколько видов ящериц, питающихся насекомыми. Три вида ящериц могут быть ранжированы в последовательность по своим размерам, а насекомые, которыми они питаются, распределяются так, как это показано на рис. 3-5. Три вида ящериц потребляют пищу, очень похожую по составу (в основном это термиты), но имеющую разные размеры. Во многих случаях размеры животных в гильдии пропорциональны средним размерам пищи, которую они потребляют. Это положение подтверждает пример с четырьмя группами голубей, обитающих в Новой Гвинее и питающихся плодами (рис. 3-6). Поскольку различные виды выбирают

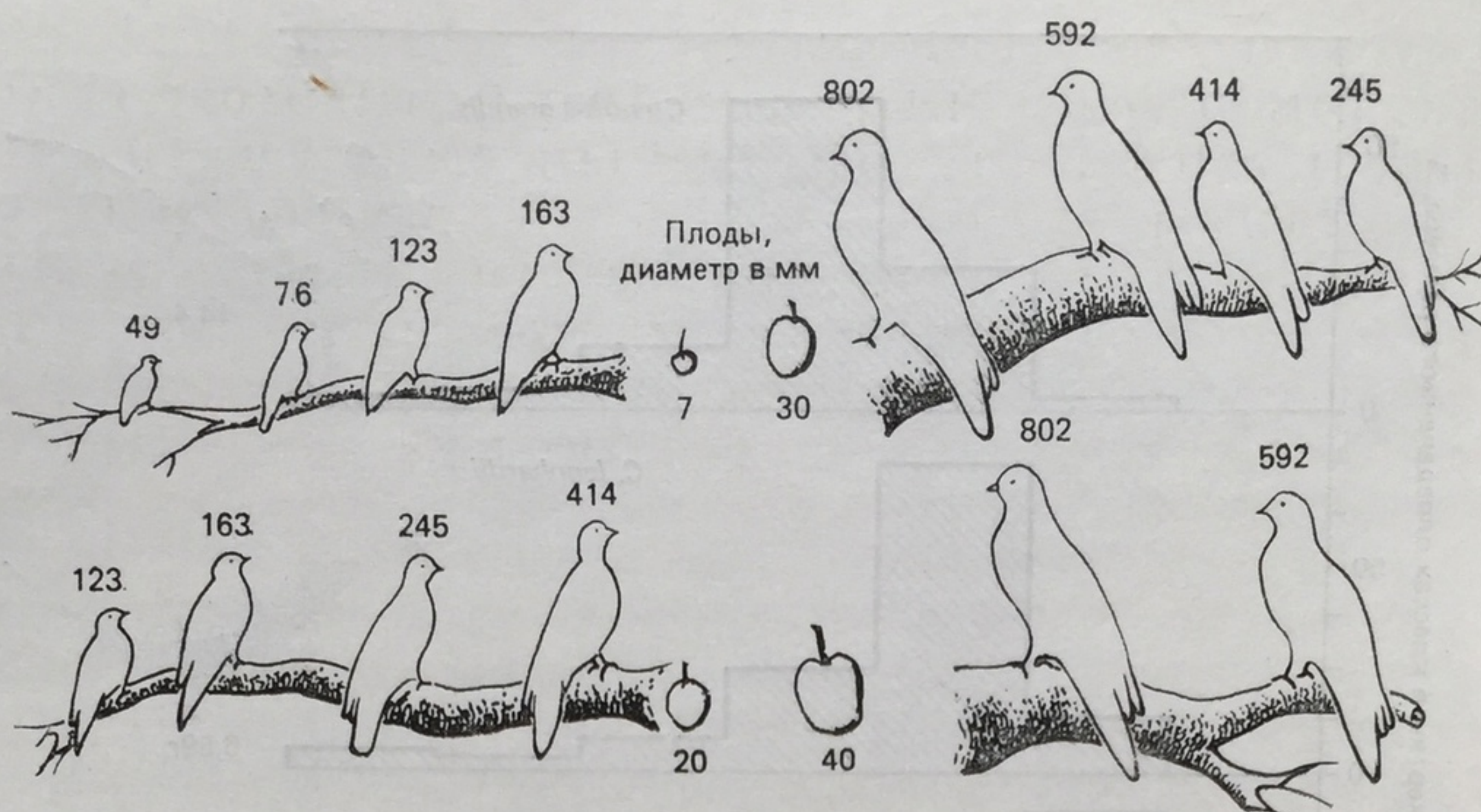


Рис. 3-6. Размещение ниш у восьми видов голубей, обитающих в тропическом дождевом лесу Новой Гвинеи и питающихся плодами. Четыре группы птиц показаны сидящими на деревьях, имеющих плоды четырех разных диаметров. Вес голубей в граммах проставлен над их изображениями; вес каждого голубя в пределах группы примерно в 1,5 раза больше веса соседнего с ним голубя этой же ниши. Каждое плодовое дерево привлекает четырех последовательных членов этого ряда. Деревья с более крупными плодами привлекают более крупных птиц. На данном дереве голуби меньшего размера питаются на ветках меньшего диаметра, то есть дальше от ствола. (J. M. Diamond. «Science», 179, 1973, p. 759—769.)

плоды разных размеров, конкуренция между ними ослаблена, однако полностью не исключена. Конкуренция уменьшается также потому, что разные виды питаются на различных частях ветвей дерева. Ветви большего диаметра могут удерживать вес более крупных голубей, и такие голуби кормятся ближе к стволу дерева. Несколько примеров, выбранных из полного ряда размера голубей, питающихся на деревьях одного вида, приведены на рисунке. Полная последовательность может рассматриваться как наиболее длинная последовательность в пределах обсуждаемой гильдии, поскольку она включает восемь видов голубей.

Виды, формирующие последовательности ниш, могут эволюционировать в направлении определенных количественных связей друг с другом. Несколько примеров родственных видов, которые встречались в одних и тех же сообществах и различались размерами, но казались достаточно сходными по своим нишам и в других отношениях, было описано Г. Хатчинсоном. Отношения длин или других измерений крупных видов и более мелких колебались от 1,1 до 1,4 со средним значением около 1,26. Однако эти виды следовало бы сравнить не по длине, а по весу; куб отношения длин, вероятно, соответствует отношению весов. Число 1,26 в третьей степени — это примерно 2,0. Мы делаем вывод, что виды,

образующие последовательность ниш в зависимости от размера потребляемой пищи, могут формировать геометрические ряды, в которых вес тела приблизительно удваивается от одного вида к следующему. Есть ряд примеров среди птиц, к которым приложим принцип удваивающегося ряда, например соколы в определенных районах, дятлы и другие птицы, питающиеся корой в лесах. В среднем отношение весов для пар родственных птиц в сходных нишах составляет 1,9 или 2,0 для Новой Гвинеи, хотя различие голубей по весу на рис. 3-6 меньше этого отношения.

Допустимо также установить последовательность ширины ниш и расстояний между ними в распределении видов по градиенту ресурса. Если мы распределим виды в ряд, как показано на рис. 3-5, тогда ширина ниш видов в отношении ресурса может быть представлена как среднее квадратическое отклонение, отражающее рассеяние, или размах, колоколообразной кривой распределения. Расстояние между нишами можно выразить как расстояние между пиками этих кривых на оси ресурса в тех же единицах, в каких измерено отклонение. Теоретические построения и полевые наблюдения наводят на мысль, что виды эволюционируют в направлении формирования примерно равных дисперсий и расстояний; нижний график на рис. 3-4 построен на этой основе. Таким образом, величина перекрытия популяций для конкурирующих видов в последовательности ниш ограничена. Если на градиент ресурса мы добавим другой вид, ширина ниш уже имевшихся здесь видов будет сокращена. Наблюдения за последовательностью ниш позволяют сделать некоторые заключения: 1) виды эволюционируют в направлении специализации к разным частям градиента ресурса, что уменьшает конкуренцию между ними, и 2) в любой период виды стремятся к равномерному распределению адаптивных центров по градиенту; 3) последовательности ниш могут удлиняться за счет внедрения новых видов между старыми, что сокращает ширину ниш ранее существовавших видов, но 4) имеются, вероятно, пределы количества видов, которые могут, таким образом, «упаковываться» в последовательность видов вдоль данного градиента ресурса.

Пространство ниши

Очевидно, что ниши видов — это нечто большее, чем их отношение к какому-либо одному градиенту среды. Только некоторые из многих видов сообщества могут быть проанализированы в столь четко различаемых рядах. Многие признаки ниши очень сложны для измерения или не могут трактоваться как линейные градиенты. Нам необходимо, таким

образом, перейти от концепции оси ниши к концепции ее многомерного определения, что позволит выявить характер отношений видов при их полном диапазоне адаптивных взаимосвязей.

Основными авторами концепции ниши являются четверо ученых. Ж. Гринелл предложил термин «ниша» при описании птиц — пересмешников Калифорнии, особенностей их питания, условий гнездования и других адаптаций, которые в целом определяют место этой популяции в сообществе чапарраля в Калифорнии. Ж. Гринелл не сформулировал четких зависимостей между нишей и местообитанием, однако Ч. Элтон различал ниши как позицию вида в зависимости от других видов в сообществе, а Г. Ф. Гаузе использовал эту концепцию в качестве основы принципа, который носит теперь его имя. Если ниша является «местом» или «положением» вида в сообществе, мы вправе охарактеризовать ее какими-то измерениями. Т. Хатчинсон считал, что ниша может быть определена некоторым числом переменных условий среды в пределах сообщества, к которым виды должны быть приспособлены. Эти переменные включают как биологические показатели (например, размер пищи), так и небιологические (высота над уровнем почвы и сезонные изменения условий обитания). Переменные служат осями, заключающими в себе абстрактное многомерное пространство, которое мы можем называть *пространством ниши*.

Каждый из видов может приспособиться или быть устойчивым к некоторому диапазону значений каждой переменной. Верхние и нижние пределы всех переменных для вида отмежевывают ту часть пространства ниши, которую он в состоянии занимать. Такая ограниченная часть абстрактного многомерного пространства, или гиперпространства, является абстрактным многомерным объемом, или гиперобъемом. В упрощенном варианте это можно представить как ситуацию, когда вид занимает в пространстве ниши *n*-сторонний «ящик» со сторонами, соответствующими пределам устойчивости вида на осях ниши. Т. Хатчинсон назвал этот гиперобъем «фундаментальной нишей». Необходимо отметить, что переменные фундаментальные ниши рассматривались Т. Хатчинсоном как интенсивные факторы, то есть те, через которые среда влияет на виды, а виды в сообществе влияют друг на друга. В концепции ниши возникала путаница, поскольку другие авторы использовали термин «фундаментальная ниша» с тем, чтобы выразить отношение видов к экстенсивным факторам, или факторам местообитания, или к комбинациям факторов ниши и местообитания.

Слово *абстрактный* употреблялось в предшествующих разделах при обосновании концепций в тех же целях, в которых оно используется в этой главе. Тем не менее именно

этот абстрактный многомерный подход позволил осуществить многие исследования ниш и интерпретировать организацию сообщества. Применяв многомерный подход к пространству ниши сообщества, мы можем обсуждать: 1) позиции видов в пространстве, 2) характер реакции вида на воздействие более чем одной переменной, характеризующей нишу, 3) относительные размеры ниш и оценки значимости видов и 4) некоторые вопросы эволюции сообществ.

Рассмотрим, во-первых, позиции видов растений в пространстве ниши на нижних частях склона гор в пустыне Сонора (юго-восток штата Аризона), для которой типичны высокий полупустынный гигантский кактус (*Carnegiea gigantea*), окотилло (*Fouquieria splendens*), церсидиум (*Cercidium microphyllum*), мескит (*Prosopis juliflora*) и большое разнообразие других растений. Первая ось ниши в этом сообществе отражает различие видов по высоте. Высота, на которой у видов растений расположена основная часть листьев, меняется от величины, близкой к нулю, для трав со стеблями и листьями на поверхности почвы до нескольких сантиметров у других трав, нескольких дециметров для большинства полукустарников (*Encelia farinosa*, *Franseria deltoidea* и т. д.), до высоты 0,5—2 м для настоящих кустарников различных видов, 2—5 м для древовидных кустарников (*Fouquieria splendens*, *Cercidium microphyllum*, *Prosopis juliflora*). Наконец, гигантские кактусы, или цереусы, имеют фотосинтезирующую поверхность вплоть до верхушек стеблей на высоте до 6—9 м. Среднее положение почек или других тканей, которые выживают в неблагоприятные сезоны и из которых развиваются листья над поверхностью почвы (или для некоторых трав — ниже поверхности), как и при обсуждении жизненных форм, представляет удобный признак для характеристики высоты растения.

Вторая группа зависимостей включает сезонные ритмы. В пустыне Сонора два сезона дождей — один зимой, а другой поздним летом, — которые разделены сухим временем, и две волны роста растений, соответствующих сезонам дождей. Большинство многолетних растений использует влагу обоих дождливых сезонов, но при разных особенностях фотосинтеза листьев и стеблей, которые в свою очередь связаны с особенностями форм роста и периодичностью облиствения. Растения можно вновь распределить по градиенту в направлении от тех, которые имеют постоянные вечнозеленые листья, через полулистопадные виды с листьями (или олиственными побегами у полукустарников), сохраняющимися лишь во время менее суровых сезонов засухи, к листопадным мескиту, окотилло и полукустарникам. Эти в свою очередь переходят через формы, подобные окотилло, с кратковременно живущими листьями, быстро развивающи-

мися и вскоре опадающими после окончания дождей, к кактусам, которые вообще лишены листьев. У растений, размещенных в конце этого ряда, стебли и ветви зеленые и фотосинтезируют дополнительно к фотосинтезу листьев; у кактусов весь фотосинтез протекает в стеблях и ветвях. В этом случае растения формируют градиент уменьшения устойчивости листьев и увеличения фотосинтеза стеблей и ветвей, и можно предполагать, что неодинаковость позиций на градиенте будет важна для определения конкуренции между растениями. Градиент отражает также еще одну особенность приспособления растений к дефициту влаги — различное решение организмами проблемы того, как обеспечить достаточный фотосинтез и в то же время сохранить воду в количестве, необходимом для поддержания жизни в пустыне.

Третья ось представляет горизонтальное распределение. Одни виды распространены главным образом под крупными кустарниками, другие — в основном на открытых пространствах между ними. Таким образом, мы можем распределить виды вдоль оси ниши в направлении от тех, которые встречаются преимущественно при затенении, к тем, которые в основном распространены на открытых участках. В большей степени, чем на освещение, включенное в эту ось, кустарники влияют на микроклимат, причем иными способами, чем частичное затенение; помимо того, почвы под кустарниками по сравнению с почвами открытых участков отличаются более высоким содержанием органического вещества и некоторыми другими признаками. Одни виды почти не зависят от этого градиента, однако другие, включая и некоторые крупные растения, испытывают его влияние. Всходы гигантских кактусов лучше выживают под кустарниками, их крупные стебли часто пронизывают листву кустарников, которые служили приютом для их всходов.

Таким образом, мы охарактеризовали ниши растений в этой пустыне, используя три главные оси ниши: высоту, зависимость от времени года (сезонность) и горизонтальное распределение. Это не простые оси, и они ни в коем случае не включают всех адаптивных зависимостей между видами. Вполне вероятно, что важны также различия корневых систем по их глубине и форме. Пространство ниши является абстрактным упрощением всего богатства отношений ниш в сообществе. Тем не менее трехмерное пространство позволяет нам понять многое о пустыне как растительном сообществе. Мы можем показать на диаграмме положение ниш видов, как это представлено на рис. 3-7, рассмотрев лишь оси сезонности и высоты (ось горизонтального распределения должна быть перпендикулярна плоскости рисунка) и отмечая позиции видов только точками, которые означают местоположение центров популяций видов. Виды растений

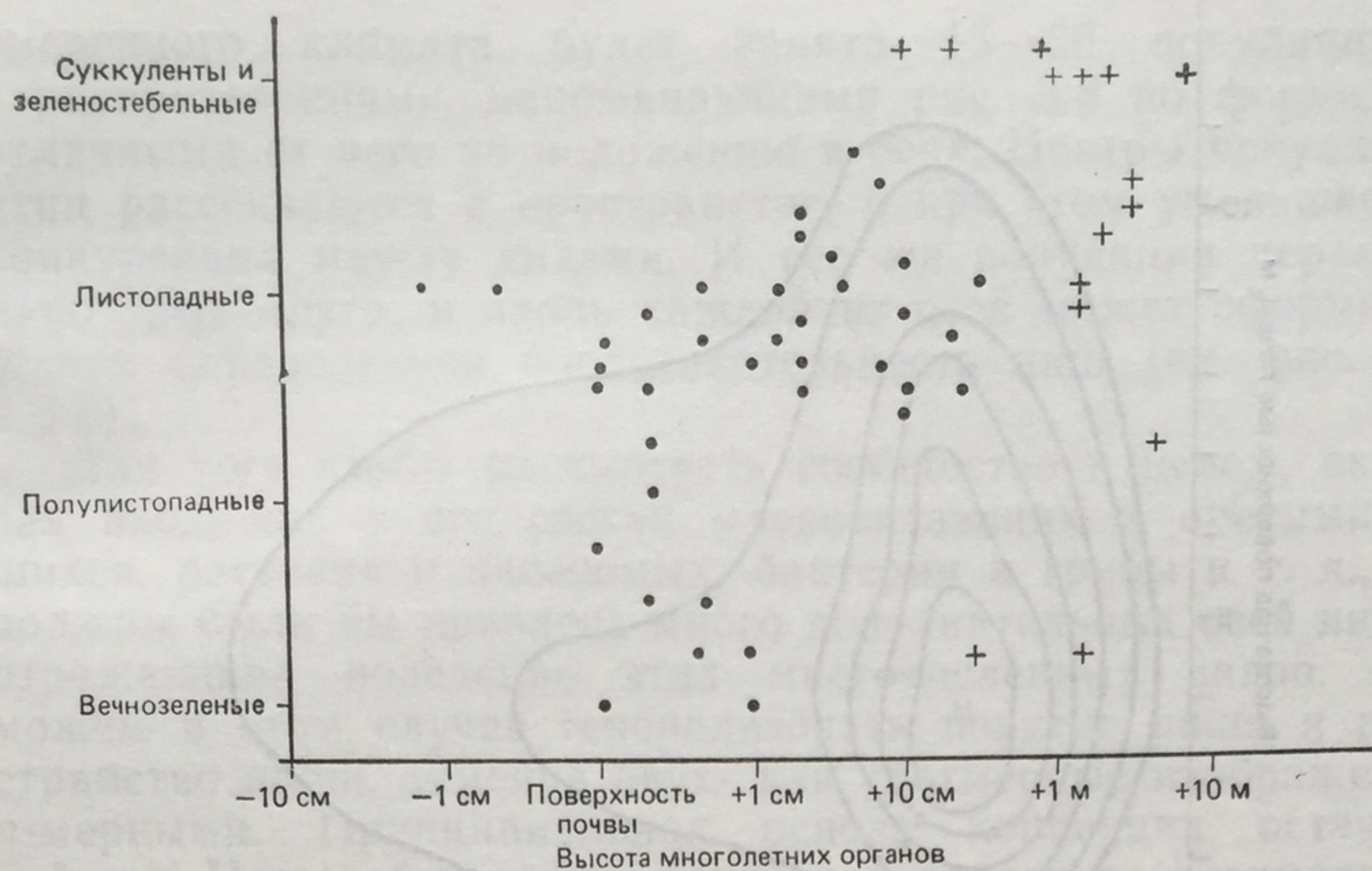


Рис. 3-7. Дифференциация форм роста в пустыне Сонора, штат Аризона. Виды пустынных растений размещены на рисунке в зависимости от сезонности олистения (вертикальная ось) и высоты растений над поверхностью почвы (горизонтальная ось в логарифмической шкале). Крупные древесные растения, снабженные шипами, отмечены крестиками. (R. H. Whittaker, W. A. Niering, «Ecology», 46, 1965, p. 429.)

кажутся разбросанными в этом пространстве, что можно было ожидать уже исходя из принципа Гаузе. Таким образом, принцип Гаузе позволяет дать некоторое объяснение разнообразию форм растений, столь поразительному в этой суровой пустыне.

Ниши видов певчих птиц, которые гнездятся в сообществе, можно также охарактеризовать тремя главными осями: высотой, на которой они питаются и гнездятся, размером пищи и ее составом (это или насекомые, или семена, или их сочетания). Интенсивное изучение одного из видов птиц, сине-зеленого мошколова, в дубовом редколесье Калифорнии позволяет охарактеризовать его нишу. На рис. 3-8 показана частота захвата жертв разных размеров, пойманных на различной высоте над поверхностью почвы. Поскольку мошколов питается почти исключительно животной пищей, нет необходимости характеризовать его отношение к составу пищи в качестве третьей оси. На рис. 3-8 ниша представлена как распределение частот в двух измерениях или как поверхность реакции, которую можно рассмотреть как холм, понижающийся во все стороны от пика *H*. Центры ниши мошколова приходятся на размер пищи от 3 до 5 мм в длину (мелкие беспозвоночные, листовые блошки, мелкие мухи и т. д.), которые ловятся на высоте 3—5 м над землей. Вне этого центра ниша мошколова перекрывается нишами других видов птиц.

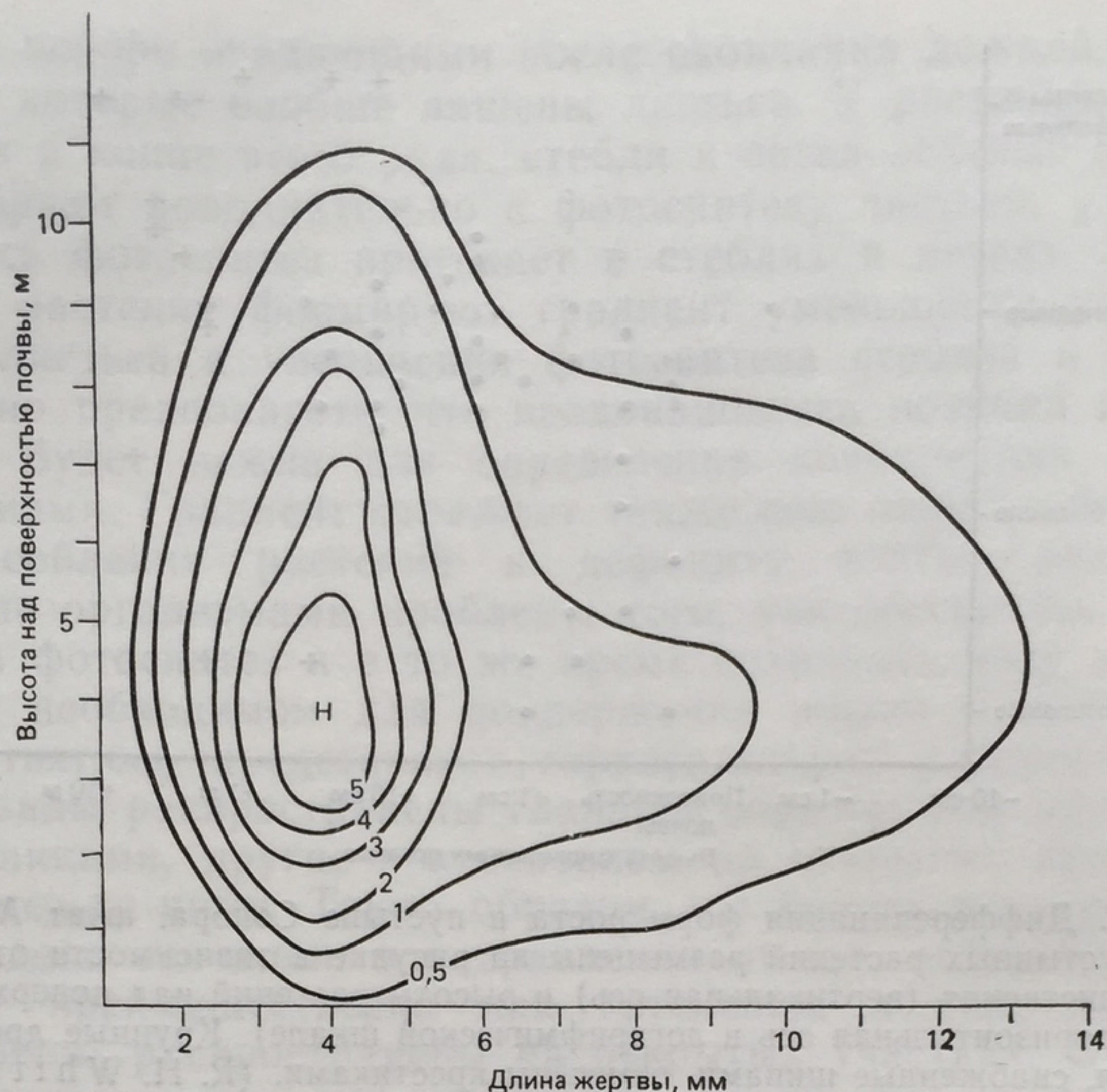


Рис. 3-8. Двухмерное пространство ниши. Частоты захвата жертв различной длины, пойманных на разной высоте от поверхности почвы, показаны непрерывными линиями (в %). Максимальная частота захвата обозначена через *H*, остальные значения уменьшаются по всем направлениям от максимального. Птица — сине-зеленый мошколов (*Polioptila caerulea*), живущий в дубовых лесах Калифорнии. (R. B. Root. «Ecological Monographs», 37, 1967, p. 317—350; R. H. Whittaker, S. A. Levin, R. B. Root. «American Naturalist», 107, 1973, p. 321—338.)

Картина реакции, подобная изображенной на рис. 3-8, является более реалистическим способом для характеристики ниши видов, чем резко отграниченный ящикоподобный гиперобъем. Поверхность реакции нельзя так легко представить в трех- или более мерном пространстве. Она может быть осмыслена, однако, как тип популяционного облака, которое имеет плотный центр и более рассеяно во всех направлениях от этого центра. В этом случае гиперобъем ниши — это облакоподобная реакция популяции, что лучше характеризует нишу.

Для птиц, как и для растений пустыни, сокращение пространства ниши до трех осей является упрощением; для видов птиц, различающихся в других отношениях, таких, как поведение и способ отбора и добычи пищи, выбранные нами оси не будут оправданными. Тем не менее в центре нашего внимания в данном случае — сама концепция ниши. Пусть ниши птиц будут представлены в пространстве, имеющем только три измерения. Тогда это пространство для леса

умеренного климата будет занято 15—20 популяциями с распределениями, напоминающими рис. 3-8 по форме, но отличными от него по положению в осях. Центры популяций птиц рассеиваются в пространстве, и при этом уменьшается конкуренция между видами. И все же популяции перекрывают друг друга, и вдоль каждой из осей может сформироваться определенная последовательность ниш (см. рис. 3-5 и 3-6).

Для того чтобы рассмотреть сообщество в целом, включая входящих в его состав млекопитающих и пресмыкающихся, растения и насекомых, бактерии и грибы и т. д., мы должны были бы привлечь много дополнительных осей ниши, отражающих поведение этих многочисленных видов. Мы можем в этом случае генерализовать понятие ниши и пространство ниши, заменив двух- или трехмерные изображения n -мерными. Принципиальная основа концепции остается той же. Наше обсуждение вопроса о характере взаимоотношений видов в сообществе позволяет заключить: 1) связи между нишами видов в сообществе могут быть интерпретированы как n -мерное пространство ниши, в котором 2) каждый из видов имеет свою собственную позицию, или нишу, с центром, положение которого отличается от положения центров других видов, а 3) эволюционные процессы, включая ослабление конкуренции, ведут в направлении к разбросу, или рассеянию, позиций видов в пространстве ниши.

Значимость видов

Способы, посредством которых контролируется численность популяции вида, — наиболее важный аспект ее ниши. Механизмы контроля и некоторые другие аспекты ниши не являются в действительности ресурсами сообщества. Примем, однако, допущение, что имеется некоторое соответствие между тремя признаками: частью гиперпространства ниши сообщества, которую занимает вид, частью ресурсов сообщества (свет, вода, пища и т. д.), которую вид использует, и частью продукции сообщества, которую вид производит. Будет понятнее для нашей задачи, если мы оставим в стороне признаки ниши, не относящиеся к категории ресурсов, и таким образом упростим n -мерное пространство ниши до m -мерного пространства ресурсов. Мы вправе тогда спросить, каким образом это пространство ресурсов делится между видами и какие типы относительной значимости видов являются результатом такого разделения.

Значимость представляет группу оценок, с помощью которых виды в сообществе могут сравниваться друг с другом. Плотность, то есть число особей организмов на единицу

площади, была мерой значимости, которая использовалась при обсуждении популяций. Для сравнения популяций организмов, сильно различающихся по размерам, определение плотности не будет лучшим способом. Для этого случая мы иногда используем сухой вес, или биомассу, на единицу площади для всех особей сопоставляемых между собой видов. Популяции растений могут также сравниваться по проективному покрытию (процент поверхности участка почвы, прикрытой листьями) или по встречаемости (процент малых площадок в пределах сообщества, на которых зарегистрировано присутствие вида). Однако если мы в состоянии определить эти показатели, то, вероятно, предпочтительнее измерять значимость продукцией видов (количество сухого органического вещества, произведенного на единицу площади за единицу времени). Продукция кажется более пригодной для обсуждаемой задачи оценкой, так как она отражает меру использования ресурсов видом для роста популяции и позволяет сравнивать в одной шкале виды, значительно различающиеся по размерам и типам. Теперь мы можем поставить вопрос: как разграничивается пространство ресурсов сообщества и каким образом формируются количественные соотношения

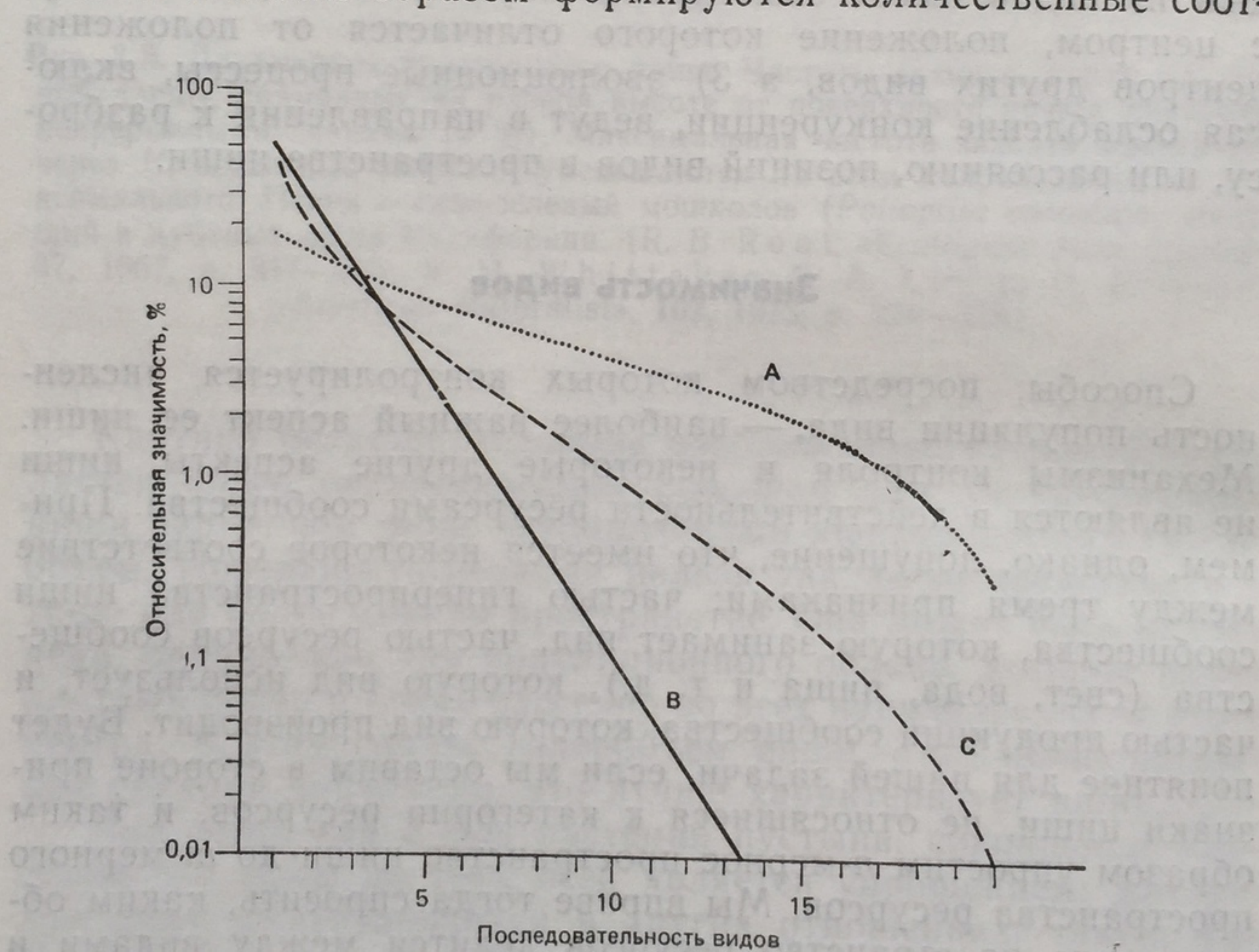


Рис. 3-9. Три гипотетические кривые значимости видов. Все кривые рассчитаны для гипотетической выборки, содержащей 20 видов. А. Гипотеза случайных границ между нишами. В. Геометрический ряд, $s = 0,5$. С. Логнормальное распределение (о способе изображения данных см. рис. 3-11) для природного сообщества. (R. H. Whittaker, «Science», 147, 1965, p. 250—260.)

ношения между продукцией видов (или другими оценками значимости)? Мы можем нанести на график оценки относительной значимости видов от наиболее значимого к менее значимому; полученная кривая может быть названа *кривой значимости видов* (рис. 3-9).

Предложен ряд гипотез для толкования этих кривых. Когда они были сформулированы, казалось возможным трактовать их как варианты рабочей гипотезы и использовать наблюдения над реальными соотношениями значимости видов в сообществе для выбора наиболее приемлемого из них.

1. Гипотеза случайных границ между нишами Р. Мак-Артура. Предполагается, что границы гиперобъемов (ресурсов) ниши для разных видов расположены в гиперпространстве случайным образом. Много проще представить одномер-

Таблица 3-5

Распределения значимости видов

А. Распределение Мак-Артура

$$n_r = \frac{N}{S} \sum_{i=1}^r \frac{1}{S-i+1}.$$

Здесь S — число видов в описании; N — сумма значимостей всех видов в описании; n_r — значимость вида r в последовательности от наименее значимого вида ($i=1$) через изучаемый вид ($i=r$) к наиболее значи-

мому виду ($i=S$). Знак $\sum_{i=1}^r$ означает суммирование значений $1/(S-i+1)$

для всех видов от $i=1$ до $i=r$.

Б. Геометрические ряды

$$n_i = Nk(1-k)^{i-1} = n_1 c^{i-1}$$

$$c = 1 - k, N \sim n_1/k.$$

Здесь N — сумма значимостей всех видов в описании; n_i — значимость вида i в последовательности от наиболее значимого к наименее значимому виду, c — отношение значимости каждого вида к каждому предшествующему ему виду в последовательности, n_1 — значимость первого и наиболее важного вида.

В. Логнормальное распределение

$$s_r = s_0 e^{-(aR)^2}$$

$$\sum s_r = S = s_0 \sqrt{\pi}/a.$$

Здесь s_r — число видов в октаве, удаленной на R октав от модального интервала, который содержит s_0 видов; a — постоянная, которая часто приближается к 0,2.

ное «гиперпространство», то есть линию, на которой точки, представляющие границы ниш, разбросаны случайным образом. Тогда мы разобьем эту линию на отрезки, ограниченные этими точками, и распределим отрезки, длина которых отражает размер ниши, в порядке от наиболее длинных к самым коротким. Отрезки образуют ниспадающую кривую в направлении от большей значимости видов к меньшей значимости видов, кривая *A* на рис. 3-9 построена именно таким образом. Длина отрезков и, следовательно, оценки значимости должны распределяться в соответствии с рядом, данным в табл. 3-5, *A*.

2. Гипотеза перехвата ниш. Предположим, что размеры гиперобъемов ниш в основном определяются по последовательности захвата определенными видами частей пространства ниши. В этом случае менее удачливые виды занимают то, что осталось. Один наиболее значимый вид может занимать *k*-тую часть пространства ниши, скажем 50%, используя соответствующую долю ресурсов сообщества для создания соответствующей доли продукции сообщества. Этот вид является доминантом сообщества. Второй из видов в состоянии занять аналогичную часть оставшегося от первого вида пространства ниши, третий вид — такую же часть от пространства, оставшегося от первого и второго вида, и т. д. Мы не подразумеваем под словами «первый, второй, третий» какое-то время, в течение которого виды внедрялись в сообщество, а имеем в виду только их относительный успех в конкуренции. Мы принимаем как достоверное положение о том, что в такой ситуации возникнет по крайней мере несколько случайных расхождений в значениях *k* для различных пар видов в их последовательности. Тем не менее последовательность оценок значимости этих видов будет приближаться к геометрическому ряду, как это предположил И. Мотомура и как это дано в табл. 3-5, *B*. На графике эта последовательность образует прямую линию (кривая *B* на рис. 3-9).

3. Логнормальное распределение Ф. У. Престона. Размер пространства ресурсов, занятого видом, может определяться большим числом факторов, влияющих на относительный успех его конкуренции с другими видами. Если относительные значимости популяций видов определяются рядом независимых переменных, которые по-разному влияют на разные виды, то результатом должно быть колоколообразное, или нормальное, распределение оценок значимости. Если мы вновь разделим линию на отрезки, длина которых пропорциональна величине значимости видов, а затем сгруппируем отрезки по рангам значимости, то в результате получим распределение частот. Центральный, или модальный, ранг значимости будет иметь наибольшее число отрезков (то есть видов), а наименьшее число отрезков (видов) придется на

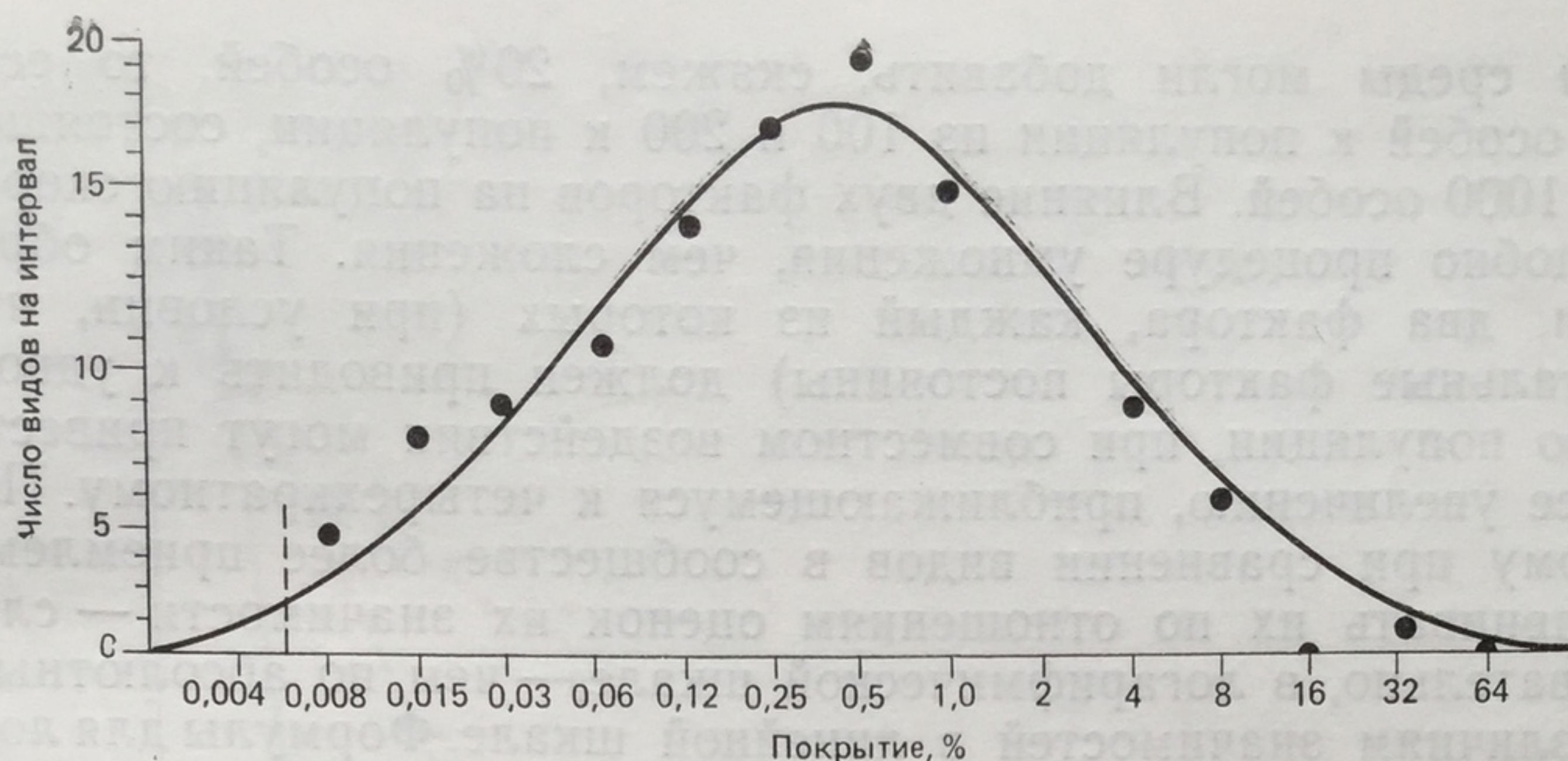


Рис. 3-10. Логнормальное распределение видов растений в пустыне Сонора, штат Аризона. По горизонтальной оси в качестве показателя значимости видов отложен процент покрытия поверхности почвы их листьями. Шкала горизонтальной оси — логарифмическая, с группировкой видов в классы по покрытию (в %). Наибольшее число видов имеет покрытие от 0,12 до 2,0%, и лишь небольшое число видов имело очень высокое или очень низкое покрытие. Пунктирная линия слева означает границу, ниже которой измерения не проводились. Аппроксимирующей кривой, наиболее соответствующей ситуации, является $S_r = 17,5 e^{-(0,245 R)^2}$, где S_r — число видов в октаве, R — октавы, удаленные от модального интервала, который содержит $S_0 = 17,5$ видов. (R. H. Whittaker. 1965.).

крайние ранги значимости по каждую сторону от модального. Распределение обнаружит мало видов с очень высокой значимостью в сообществе и мало очень редких видов, но много видов со средней оценкой значимости.

Рис. 3-10 дает представление о распределении частот видов по классам значимости для пустыни Сонора (см. также рис. 3-7). Колоколообразная нормальная кривая показывает распределение числа видов соответствующих рангов. Однако ранги представлены не в линейной, а в геометрической шкале; они могут быть названы октавами, границам которых приданы удваивающиеся оценки значимости при переходе от одной октавы к следующей. Горизонтальная ось рисунка снабжена соответственно логарифмической шкалой. Распределение частот, которое принимает форму нормальной симметричной кривой в логарифмической шкале, является логнормальным; поэтому наша гипотеза о последовательности оценок значимости видов сводится к выводу о том, что виды формируют логнормальное распределение.

Логарифмическая шкала здесь наиболее пригодна, так как реакция популяции на воздействия отдельных факторов среды и их сочетаний является геометрической, а не линейной. Если среда обитания становится более благоприятной, то популяция может возрасти, но не на определенное число особей, а на определенную долю от уже существующей в данное время численности популяции. Благоприятные усло-

вия среды могли добавить, скажем, 20% особей, то есть 20 особей к популяции из 100 и 200 к популяции, состоящей из 1000 особей. Влияние двух факторов на популяцию скорее подобно процедуре умножения, чем сложения. Таким образом, два фактора, каждый из которых (при условии, что остальные факторы постоянны) должен приводить к удвоению популяции, при совместном воздействии могут привести к ее увеличению, приближающемуся к четырехкратному. Поэтому при сравнении видов в сообществе более приемлемо сравнивать их по отношениям оценок их значимости — следовательно, в логарифмической шкале, — чем по абсолютным различиям значимостей в линейной шкале. Формулы для логнормального распределения приведены в табл. 3-5, В. На рис. 3-9 логнормальное распределение представлено сигмоидальной кривой С, имеющей более крутое падение по сравнению с кривой А.

На рис. 3-9 одновременно показаны три формы кривых распределения значимости видов для гипотетических сообществ. Теперь уже получено немало выборок данных для природных сообществ, которые могут быть сопоставлены с этими кривыми. Эмпирические результаты не совпадают полностью ни с одной из трех выдвинутых гипотез. Рис. 3-11 иллюстрирует некоторые реальные описания: (А) небольшой учет популяций гнездящихся птиц, статистика которого приближается к кривой случайных границ между нишами; (В) высокогорный пихтовый лес в горах Грейт-Смоки-Маунтинс, с распределением видов, близким к геометрическому ряду; (С) богатый видами лес в ущелье в тех же горах, аппроксимируемый логнормальным распределением. Различные описания сообществ показывают соответствие всем трем моделям и переходам между ними. Вместо формального выбора одной из трех моделей для нас важнее выяснить, в каких случаях и почему кривые значимости видов в сообществе соответствуют каждой из этих кривых.

Оказывается:

1. Кривая, которую мы привели для гипотезы случайных границ между нишами, приближается к статистике некоторых небольших учетов для таксономически родственных животных из узко очерченных гомогенных сообществ, например для гнездящихся птиц ограниченного участка леса. Соответствие, однако, показывают только некоторые такие учеты, и главным образом учеты высших животных, живущих относительно долго в условиях острой конкуренции и стабильных популяций. Таким образом, гипотезой случайных границ между нишами можно описать лишь достаточно редкий случай.

2. Некоторым сообществам растений, особенно с малым числом видов и обитающих в суровых условиях среды, соответствует геометрический ряд. В таких сообществах явление

Относительная значимость, %

0,01

0,001

Рис. 3-11. Три
А. Гнездящиеся
Виргинии; данн
шами, иллюстри
растений в суба
Теннесси. Распр
потезе захвата
продукция сосу
Смоки-Маунтинс
нием. Последова
распределению,
лен точкой, кото
общей чистой пр
вертикальной ос
тельной оси). Так, на
от самой высокой

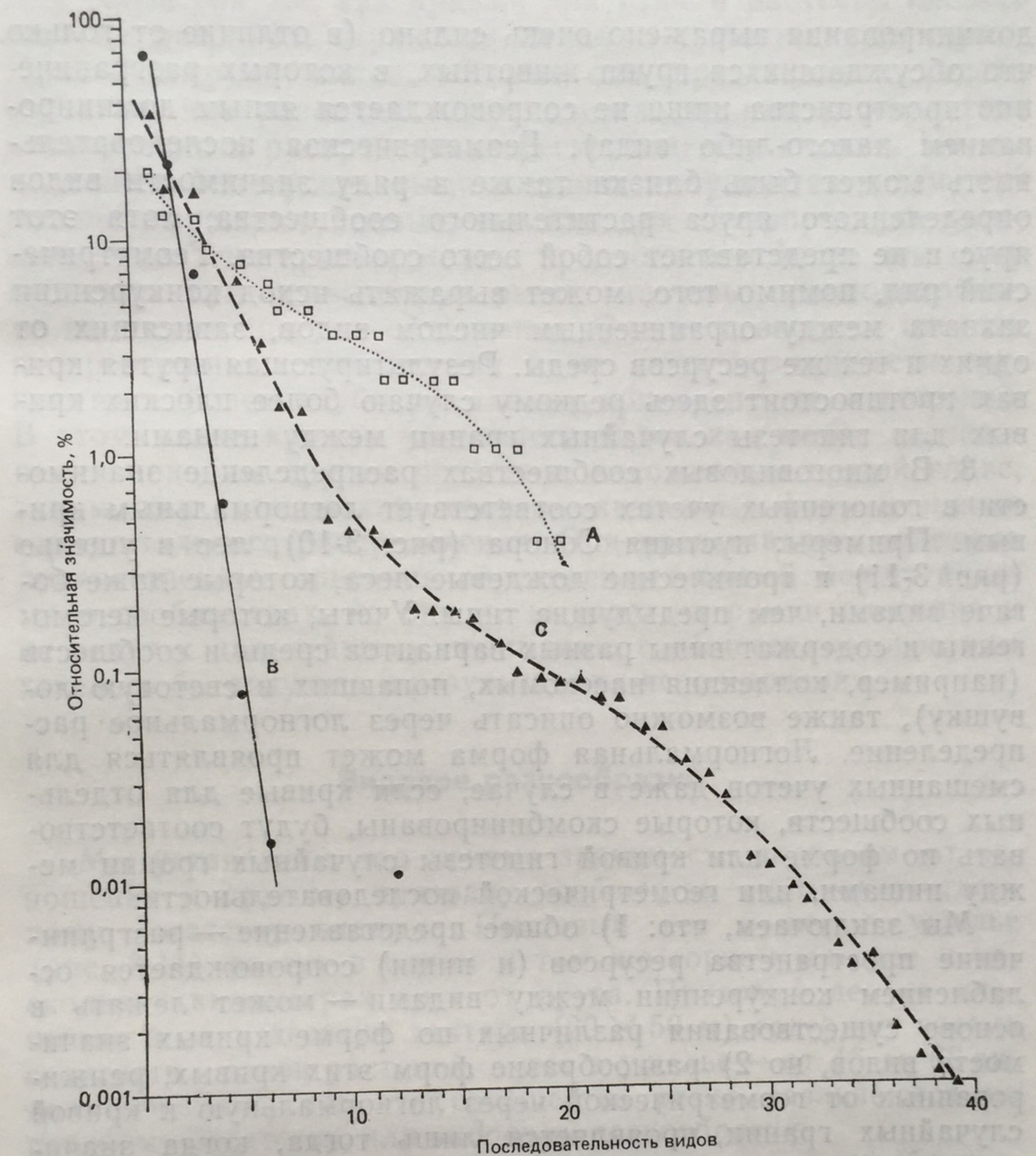


Рис. 3-11. Три кривые значимости видов для природных сообществ. А. Гнездящиеся пары птиц (плотность) в листопадном лесу Западной Виргинии; данные соответствуют гипотезе случайных границ между нишами, иллюстрируемой рис. 3-9, А. В. Чистая продукция видов сосудистых растений в субальпийском пихтовом лесу гор Грейт-Смоки-Маунтинс, штат Теннесси. Распределение данных соответствует геометрическому ряду и гипотезе захвата ниши каким-то видом, отраженной на рис. 3-9, В. С. Чистая продукция сосудистых растений в листопадном лесу в ущелье гор Грейт-Смоки-Маунтинс; сообщество со значительно большим видовым разнообразием. Последовательность этих данных приближается к логнормальному распределению, показанному на рис. 3-9, С и 3-10. Каждый вид представлен точкой, которая характеризует его относительную значимость (в % от общей чистой продукции или от общей плотности всех видов сообщества; вертикальная ось с логарифмической шкалой) и его позицию в последовательности видов от наибольшей значимости до наименьшей (горизонтальная ось). Так, на прямой В показано уменьшение значимости шести видов: от самой высокой, 69% от чистой первичной продукции леса, далее — 23, 7,0, 0,62 и 0,08% до самой низкой — 0,016%.

доминирования выражено очень сильно (в отличие от только что обсуждавшихся групп животных, в которых разграничение пространства ниши не сопровождается явным доминированием какого-либо вида). Геометрическая последовательность может быть близка также и ряду значимости видов определенного яруса растительного сообщества, хотя этот ярус и не представляет собой всего сообщества. Геометрический ряд, помимо того, может выражать исход конкуренции захвата между ограниченным числом видов, зависящих от одних и тех же ресурсов среды. Результирующая крутая кривая противостоит здесь редкому случаю более плоских кривых для гипотезы случайных границ между нишами.

3. В многовидовых сообществах распределение значимости в гомогенных учетах соответствует логнормальным кривым. Примеры: пустыня Сонора (рис. 3-10), лес в ущелье (рис. 3-11) и тропические дождевые леса, которые даже богаче видами, чем предыдущие типы. Учеты, которые негомогенны и содержат виды разных вариантов среды и сообществ (например, коллекция насекомых, попавших в световую ловушку), также возможно описать через логнормальное распределение. Логнормальная форма может проявляться для смешанных учетов даже в случае, если кривые для отдельных сообществ, которые скомбинированы, будут соответствовать по форме или кривой гипотезы случайных границ между нишами, или геометрической последовательности.

Мы заключаем, что: 1) общее представление — разграничение пространства ресурсов (и ниши) сопровождается ослаблением конкуренции между видами — может лежать в основе существования различных по форме кривых значимости видов, но 2) разнообразие форм этих кривых, ранжированных от геометрической через логнормальную к кривой случайных границ, проявляется лишь тогда, когда значимость анализируется у разных групп организмов и разных сообществ; в этих случаях 3) учеты, если они включают ограниченное число видов, связанных друг с другом конкуренцией в пределах одного и того же сообщества, могут соответствовать кривой случайных границ ниш или геометрической форме, тогда как 4) для учетов, которые включают большое число видов, независимо от того, являются ли они конкурентами или нет и получены ли они из одного или нескольких сообществ, соответствующей будет логнормальная форма.

Изучение распределений значимости видов не привело к предпочтению какой-либо одной математической формы, что делало возможным выбор между тремя гипотезами, сформулированными ранее. Изучение привело не только к выявлению ряда кривых, но также к углублению знаний об условиях, лимитирующих их применение для интерпретации связей сообщества. Несомненно, что формы, различающиеся ме-

жду собой так же, как кривые для птиц и растений елового леса на рис. 3-11, отражают какие-то существенные характеристики групп видов, которые они представляют; очень вероятно, что различия могут рассказать нам о характере конкуренции и распределения ресурса между видами. Но мы не можем быть уверенными в наших допущениях о том, что именно выражают кривые, так как для интерпретации каждого типа этих кривых можно предполагать более чем одну гипотезу. Три приведенные выше гипотезы правдоподобны, но не достаточны для объяснения. Они не позволяют сделать неопровержимых заключений и не дают возможности осуществить более глубокий анализ конкурентных отношений. В этом плане кривые значимости видов как метод исследования подобны другим подходам, изложенным в этой главе, таким, как установление состава жизненных форм и оценка горизонтального распределения. Они представляют полезные количественные описания определенных связей между видами в сообществах, но они не выходят за рамки описания и не ведут к дальнейшему пониманию сообществ, которое нам хотелось бы получить в результате их использования.

Видовое разнообразие

Мы установили, что кривые значимости видов имеют отношение к другому признаку сообщества — его относительному богатству видами. Пихтовый лес и лес в ущелье (рис. 3-11) растут в одном и том же горном массиве в нескольких километрах друг от друга. Пихтовый лес на площадке в одну десятую гектара (20×50 м) содержит восемь сосудистых видов растений, а лес в ущелье — от 46 до 68 видов. Очевидно, что эти сообщества резко различаются по видовому богатству, или *видовому разнообразию*.

Предложено много индексов видового разнообразия. В табл. 3-6 приведены некоторые из них, наиболее используемые. Самой простой и наиболее предпочитаемой мерой является число видов S в описании на площадке стандартного размера; S может быть также названо видовым богатством, или «плотностью видов», в отличие от плотности популяции. Количество видов в выборках различного размера для данного сообщества приблизительно пропорционально логарифму площади этих учетных площадок. Поэтому эта зависимость, мера d , может быть использована для сравнения разнообразия описаний, проведенных на площадках различного размера, если различия эти не слишком велики. Пихтовый лес и лес в ущелье несхожи и в других свойствах, особенно в наклонах кривых значимости видов на рис. 3-11. Наклон кривой для леса в ущелье более плавный и соседние

Таблица 3-6
Видовое разнообразие и связанные с ним измерения

1. Разнообразие, или богатство видов

S — количество видов в описании на площадке стандартного размера.

$$d = S/\log A \text{ или } S/\log N.$$

A — площадь учетной площадки (обычно в m^2), N — общее число особей в описании.

2. Концентрация доминирования

$$C = \sum_{i=1}^s p_i^2 = \sum_{i=1}^s \left[\frac{n_i}{N} \right]^2 \quad (\text{индекс Симпсона})$$

Здесь N — сумма значимостей для всех видов в описании; n_i — значимость S отдельных видов; p_i — относительные значимости (как десятичная часть) для этих же видов.

3. Равномерность распределения

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log p_i \text{ или } \text{antilog } H' \text{ (информационный индекс Шеннона-Винера)}$$

нера)

$$E_c = S/(\log n_1 - \log n_s) \quad (\text{индекс числа видов на логарифм цикла})$$

Здесь S — количество видов в описании; n_1 — значимость для наиболее и n_s — для наименее значимого видов.

4. Индекс сравнения последовательности для классов, используемых без определения видов

$$D_s = N_r/N$$

Здесь N_r — количество «серий» различных типов организмов, наблюдавшихся во время подсчета в последовательности, или единица плюс количество сменившихся комбинаций, наблюдавшихся во время подсчета в последовательности. Например, десять особей видов A , B и C подсчитываются в последовательности $AA B AAA B C B B$, шесть серий и пять перемен, $D_s = 0,6$.

(Разнообразие и связанные с ним индексы не должны быть «взвешены» по формам, $J = H/H_{\max}$ и $H^* = (H' - H'_{\min})/(H'_{\max} - H'_{\min})$. Это увеличивает их флуктуации с увеличением размера выборки.)

виды в последовательности имеют более сходные значимости, чем соседние виды на кривой для пихтового леса. Эта относительная «плавность» наклона кривой значимости видов, а следовательно, относительное сходство значимости соседних видов называется *равномерностью распределения*.

Простой мерой для выражения равномерности распределения является среднее количество видов, приходящееся на

логарифм «цикла» кривой значимости, так как, чем больше видов встречается в данном цикле логарифма значимости, тем менее крутая кривая их связывает. Мера E_c в табл. 3-6 дает значение 1,7 для пихтового леса, 8,4 — для леса в ущелье и 11,9 — для сообщества птиц, представленных на рис. 3-11. Для сообществ растений целесообразно установить также, насколько велики значимости для первого или первых двух или трех видов-доминантов. Индекс Симпсона S в табл. 3-6 показывает концентрацию доминирования и дает для трех упомянутых сообществ значения 0,52, 0,18 и 0,10. Равномерность распределения положительно скоррелирована с разнообразием, а концентрация доминирования связана с обоими показателями обратной зависимостью. Благодаря наличию корреляционной зависимости между разнообразием и равномерностью распределения индексы равномерности распределения могут использоваться для выражения относительного разнообразия, и поэтому индекс H' имеет широкое применение. (Так как H' логарифмически зависит от разнообразия, предпочтение может быть отдано антилогарифму от H' .) Зависимости иногда являются слабыми, и поэтому часто бывает желательно измерить как видовое богатство (S), так и концентрацию доминирования (особенно в наземных растительных сообществах) либо равномерность распределения (в других типах сообществ).

Знание относительного разнообразия сообществ позволяет сделать попытку интерпретировать наблюдаемые различия в разнообразии. Пихтовый лес растет в холодном климате, высоко над уровнем моря, а лес в ущелье — в теплом климате, на небольшой абсолютной высоте. Мы судим по этой паре (и можем подтвердить наши выводы другими данными), что разнообразие видов растительных сообществ увеличивается в направлении уменьшения высоты над уровнем моря и потепления климата. Мы можем продлить эту зависимость в сторону сообществ еще более теплого климата, вплоть до тропических дождевых лесов, в которых описания могут содержать более сотни видов деревьев плюс множество других видов растений. Установление этого общего направления увеличения видового разнообразия от сообществ высоких широт Арктики (также альпийских и антарктических), которые бедны видами, к тропическим дождевым лесам и коралловым рифам, где изобилие видов просто ошеломляет, является одним из главных обобщений биогеографии.

Очевидно, что лишь немногие виды способны выжить в суровых и широко флуктуирующих условиях среды Арктики. Большая часть адаптаций этих видов связана со способами добывания пищи, необходимой для роста и размножения в течение короткого благоприятного сезона и переживания не-

благоприятного времени. Эволюция здесь в большей мере влияла через отбор на выживание в трудных физических условиях среды и в меньшей мере — путем отбора при взаимодействии и конкуренции с другими видами. В тропическом дождевом лесу климат теплый и влажный на протяжении всего года, и так было в течение длительного периода геологической истории. Очень много видов смогли приспособиться к благоприятным условиям климата и выжить. Однако они могут выживать, только разрешая проблемы взаимодействия со многими другими видами, также способными выжить в этих условиях, то есть через дифференциацию ниш. На их эволюцию в меньшей степени влиял отбор для решения проблемы отношений к физическим условиям среды и в большей степени — отбор в направлении более тонко очерченной и более разнотипной дифференциации ниш, то есть проблемы выживания в зависимости от других видов в том же сообществе. Мы не полагаем, что полностью объяснили здесь свойства градиента разнообразия в зависимости от широты и высоты местности (которые различно воздействуют на разные группы организмов). Результатом тем не менее является понятие биогеографического градиента, который связывает контрастные экстремумы: а) тропические дождевые леса, с их богатством жизни, относительной стабильностью популяций, с изобилием паразитических форм адаптации, присутствием представителей некоторых древних и примитивных групп, и б) арктические сообщества, с их относительно бедным и монотонным составом, более современными в эволюционном отношении видами и с резкими разногодичными флуктуациями в некоторых из их популяций.

Мы можем назвать уменьшение разнообразия видов от равнин тропиков в сторону высоких широт и больших высот главным градиентом разнообразия. Это положение распространяется на многие группы наземных и водных организмов, но не носит всеобщего характера. За границами этого главного градиента связи разнообразия, по-видимому, разветвляются на различные типы направлений в главных группах организмов. Мы не в состоянии рассмотреть здесь многие из них, проиллюстрируем лишь некоторые, выбрав с этой целью четыре группы — птиц, ящериц, морской бентос и сосудистые растения.

Мы уже обсуждали разнообразие на примере сообщества птиц. Допустим, что «длины» двух из трех главных осей пространства ниши — последовательность размеров и тип пищи — не слишком отличаются друг от друга в сообществах зоны умеренного климата. Но эти сообщества имеют резкие различия в отношении третьей оси: высоты и сложности структуры растительности. Злаковник имеет единствен-

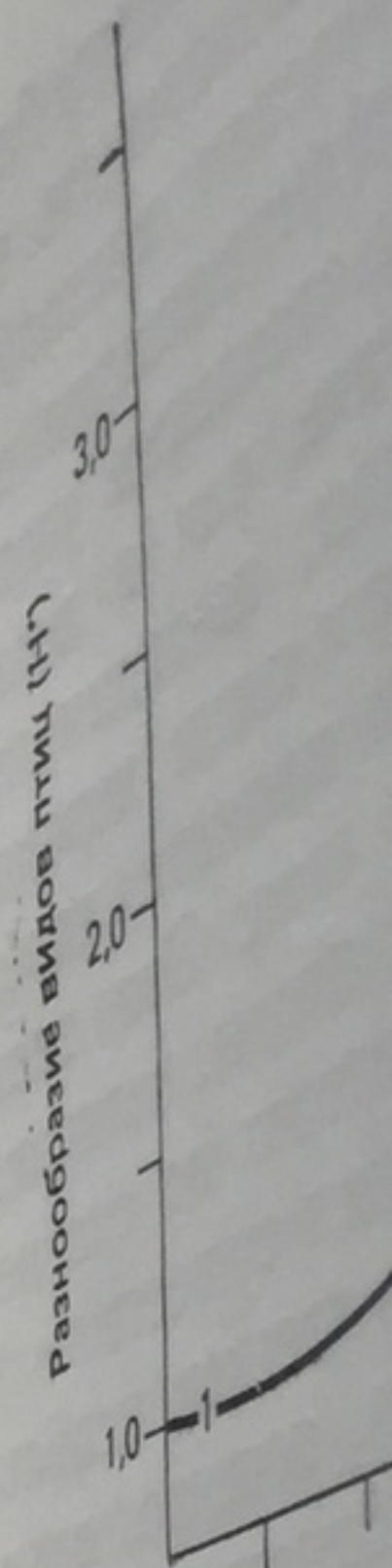


Рис. 3-12. Разнообразие индекса Шеннона-Винера (вертикальная ось) в зависимости от процента видов (горизонтальная ось). Учеты выполнены в 1949—1950 гг. на Багамах.

ный главный ярус которого различен по типу пищи. Редколесье имеет высокие деревья и тесные кусты (или невысокие деревья), занимающие параллельные ярусы в трех ярусах по высоте видов на разных уровнях лесной структуры. Существует сильная корреляция между количеством видов в сообществе и возрастом разнообразия. В тропиках до 80 до 120% и из тропических сообществ птиц до трех ярусов до пяти ярусов. В пустынях, однако, сообществ птиц от одного до пяти ярусов. В сообществе птиц умеренного климата Р. Мак-Артура численность видов птиц

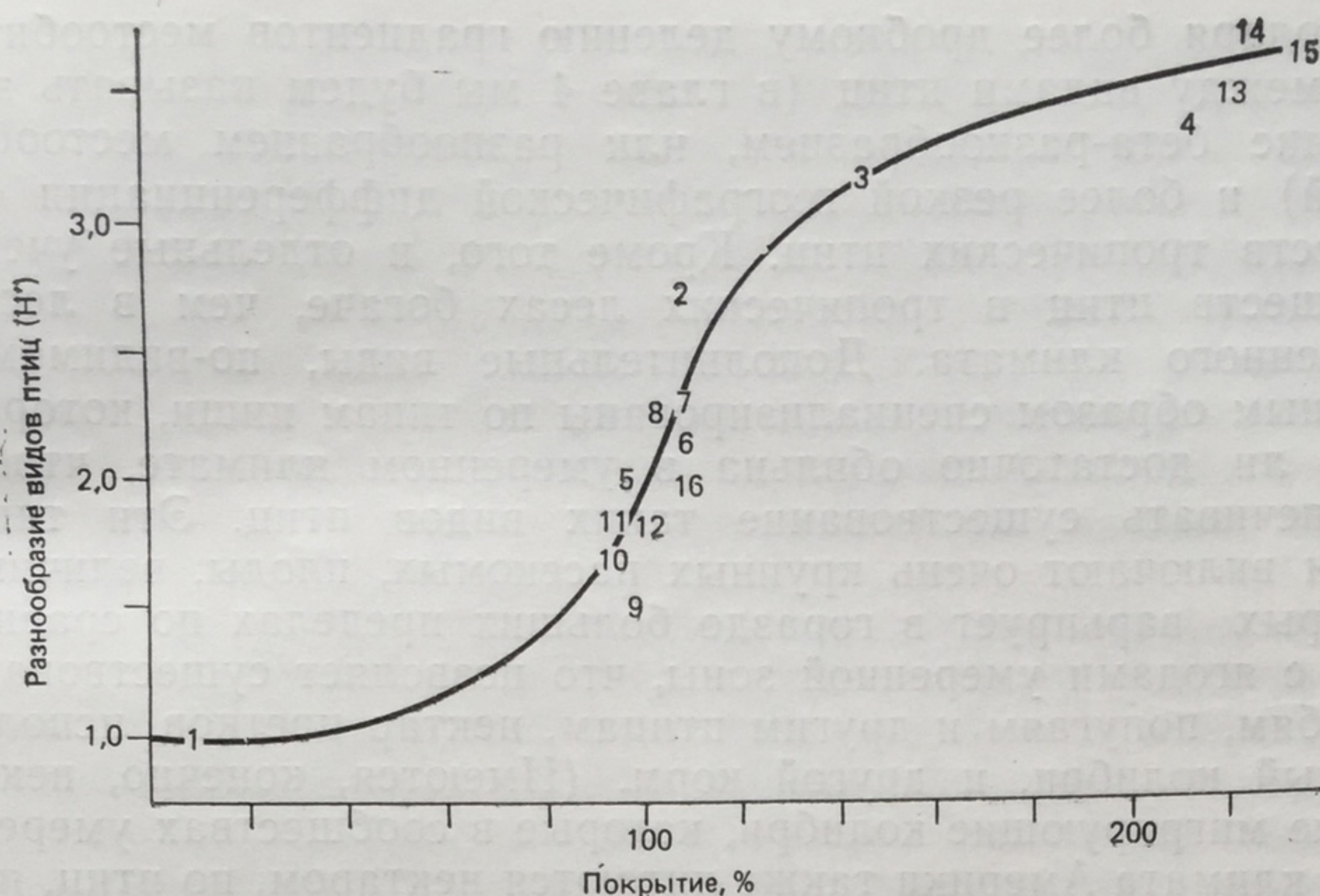


Рис. 3-12. Разнообразие видов птиц и покрытие растительности. Значения индекса Шеннона-Винера (см. табл. 3-6, H') для учета разнообразия птиц (вертикальная ось) показаны в зависимости от общего покрытия растительности в % (травы + кустарники + деревья) (горизонтальная ось). Учеты выполнены в штатах Иллинойс (1 — 4) и Техас (5 — 8), в Панаме (9 — 15) и на Багамских островах (16). (Karr, Roth, «Amer. Nat», 105, 1971. p. 423.)

ный главный ярус, в котором живут птицы и в границах которого различия ниш эволюционировали по особенностям пищи. Редколесье может иметь два главных яруса — невысокие деревья и травы, а лес — три: полог деревьев, кустарники (или невысокие деревья) и травы. В лесу птицы могут занимать параллельные ниши (это касается особенностей пищи) в трех ярусах, если три группы дифференцированных по пище видов птиц приурочены к разным вертикальным уровням лесной растительности. Мак-Артур и др. открыли сильную корреляцию между видовым разнообразием сообществ птиц и сложностью структуры соответствующих растительных сообществ (рис. 3-12). Отметим особенно быстрое возрастание разнообразия птиц при увеличении покрытия от 80 до 120% и изменении структуры растительности от одного до трех ярусов. С другой стороны, разнообразие видов сообществ птиц в большинстве случаев слабо связано с видовым разнообразием растительных сообществ. (В некоторых пустынях, однако, наблюдается зависимость количества видов птиц от числа видов растений и форм роста.)

В сообществах со сходной структурой разнообразие видов птиц увеличивается в соответствии с переходом от умеренного климата к климату тропических низменностей. Р. Мак-Артур установил, что больший градиент увеличения числа видов птиц в направлении к тропикам стал возможен

благодаря более дробному делению градиентов местообитания между видами птиц (в главе 4 мы будем называть это явление бета-разнообразием, или разнообразием местообитаний) и более резкой географической дифференциации сообществ тропических птиц. Кроме того, и отдельные учеты сообществ птиц в тропических лесах богаче, чем в лесах умеренного климата. Дополнительные виды, по-видимому, главным образом специализированы по типам пищи, которая едва ли достаточно обильна в умеренном климате, чтобы обеспечивать существование таких видов птиц. Эти типы пищи включают очень крупных насекомых, плоды, величина которых варьирует в гораздо больших пределах по сравнению с ягодами умеренной зоны, что позволяет существовать голубям, попугаям и другим птицам, нектар цветков, используемый колибри, и другой корм. (Имеются, конечно, некоторые мигрирующие колибри, которые в сообществах умеренного климата Америки также питаются нектаром, но птиц, питающихся нектаром цветков в тропиках, значительно больше.) Таким образом, пространство ниши для птиц «больше» в тропиках благодаря удлиненным осям размера пищи и наличию дополнительной оси, образованной цветками как ресурсом пищи для птиц. «Большее» пространство ниши дает возможность существовать и большему числу видов птиц. Исследование птиц имело своим результатом одно очень интересное наблюдение: в климате умеренной полосы или в климате тропиков разнообразие птиц оказывается сходным в сообществах со сходной структурой растительности. Эта зависимость позволяет предположить возможность *предсказания* по структуре соответствующего сообщества растений вероятного разнообразия сообщества птиц. Можно предположить также и то, что имеется верхний предел количества видов птиц, которые могут быть размещены в пространстве ниши сообщества с данным типом структуры растительности.

Количество птиц и других видов проявляет тенденцию уменьшаться на островах по сравнению с соответствующими площадями на континенте. Число видов птиц на острове должно зависеть от интенсивности, с которой виды иммигрируют на остров с континента или с других островов, и от того, как долго эти виды могут выжить на острове. Чем дальше остров от континента, тем ниже интенсивность иммиграции и тем меньше число видов, которые можно там обнаружить. Чем меньше остров, тем, вероятно, меньше на нем местообитаний и тем выше будет скорость вымирания, так как здесь способны выжить популяции только малых размеров. В определенное время скорость вымирания придет в баланс со скоростью иммиграции, и число видов на острове тогда стабилизируется. Для этого устойчивого состояния мы можем, если знаем что-нибудь об интенсивности иммиграции

(как функции расстояния до континента) и скорости вымирания (зависящей от размеров острова и других факторов), предсказать разнообразие видов *S*. Имеются еще и другие многочисленные данные для интерпретации разнообразия видов островов, кроме приведенных выше, но полевые наблюдения и эксперименты на небольших мангровых островах лишь подтвердили: разнообразие возрастает при увеличении размера острова и уменьшается при увеличении расстояния до него; устойчивое состояние на острове возникает благодаря постоянной замене вымирающих видов видами, иммигрирующими с континента.

Морской бентос — сообщество дна океана (биомы типов 31 и 32 в главе 4). Животные бентоса — крабы и другие ракообразные, черви, моллюски, офиуры и т. п. — могут быть собраны драгами или другими приспособлениями, позволяющими поднять образцы с океанского дна. Пища более обильна для бентоса мелководья, чем для глубоководного бентоса. Мы можем предположить в соответствии с наблюдениями, что разнообразие видов выше в среде, которая в некотором смысле «благоприятна» группам организмов, чьи изменения разнообразия мы наблюдаем. Но мы допустили бы ошибку, если бы предположили, что разнообразие бентоса выше в мелководьях с их более обильным обеспечением пищей. Изучение бентоса Х. Л. Сандерсом показало, что разнообразие увеличивается от континентального шельфа в глубину океана (однако разнообразие меньше в наиболее глубоких водах, чем на средних глубинах). Мы можем удивляться богатству видов животных в глубоководном бентосе при ограниченности запаса пищи, большом давлении, холодной температуре (около 1°С) и медленности процессов метаболизма. Ключом к объяснению разнообразия бентоса может быть стабильность среды или стабильность и значительный период эволюции. Условия среды флуктуируют на мелководье, но они очень устойчивы в глубоких водах. Флуктуации среды явно ограничивают число видов, которые могли бы встречаться в мелководьях. В стабильных условиях глубоких вод способно выжить больше видов бентоса, которые в ходе эволюции развивались по пути дифференциации ниш, что, полагаем, и обеспечило возможность их совместного здесь существования. Для бентоса направление в сторону холодных и стабильных глубин соответствует направлению к теплым тропикам для наземных организмов.

Как мы уже отмечали, последнее направление распространено среди наземных растений. Наряду с этой тенденцией мы вправе также ожидать, что разнообразие наземных растительных сообществ может быть связано с их продуктивностью, поскольку продуктивность отражает степень использования ресурсов. Но здесь мы могли бы допустить ошибку:

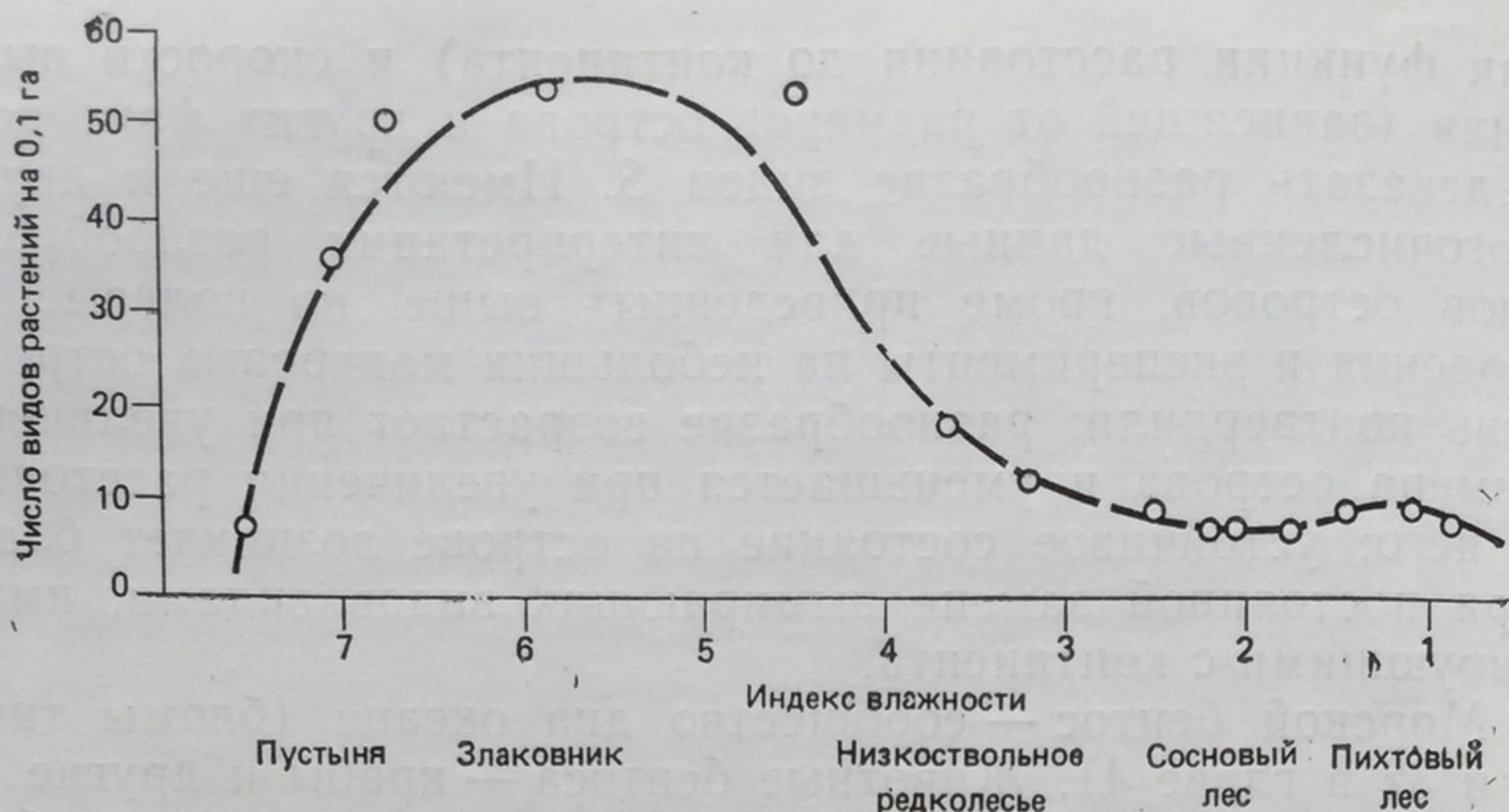


Рис. 3-13. Разнообразие видов растений в зависимости от высоты местности и условий увлажнения в горах Санта-Каталина, штат Аризона. Разнообразие измерялось числом видов на площадках размером 20×50 м (S). Осадки и влажность возрастают с увеличением высоты над уровнем моря, и таким образом градиент увлажнения означает и градиент абсолютной высоты (увеличение слева направо). Видовое разнообразие повышается от лесов (около 2200 м, индекс влажности 0,9—2,5), через редколесья (1810—2040 м, индекс 3,2—3,7), открытые дубовые редколесья и пустынные злаковники (1310—1220 м, индекс 4,5—5,8) в направлении пустыни Сонора, где достигает максимального значения на склонах гор (1020 м, индекс 6,8). Далее разнообразие уменьшается в пустынных равнинах у подножия гор и в креозотовой пустыне (760 м, индекс 7,5) близ города Таксон. На большой высоте над уровнем моря отмечается понижение разнообразия от пихтовых лесов (около 2500 м, индекс 0,9—1,8) до сосновых (индекс 2,0—2,5). По сходству значений индексов влажности виды объединяются в группы относительно градиента увлажнения. Эти группы могут быть использованы при расчете средневзвешенного для флористического состава выборочных описаний сообществ. (R. H. Whittaker, W. A. Niering. «Ecology», 56, 1975, p. 771.)

между разнообразием видов и продуктивностью нет простой корреляции, а в некоторых случаях их связь является обратной. Секвойевые леса высокопродуктивны, но их видовое разнообразие низкое; засоленные марши могут быть даже более продуктивными и иметь еще более низкое видовое разнообразие. Мы могли бы также предположить, что разнообразие уменьшается в направлении от влажных к сухим условиям среды, так как увлажнение почвы оказывает сильное влияние на развитие наземных растений. И опять мы совершили бы ошибку, если бы предположили существование здесь простой корреляции. Максимальное разнообразие, по крайней мере в зоне умеренного климата, приходится на среднюю часть градиента увлажнения (рис. 3-13). Злаковники и полупустыни часто богаче видами, чем леса, произрастающие в более влажных условиях среды. Сухие редколесья, открытые сообщества небольших деревьев обычно имеют больше видов растений, чем сомкнутые леса с более

влажной средой. Открытая структура редколесий пропускает больше света к травяному ярусу, а также способствует мозаичности нижнего яруса вследствие чередования там освещенных и затененных участков из-за различного влияния деревьев на почву. В редколесьях может возникнуть широкий диапазон условий ресурса, менее подверженных влиянию положения деревьев. Таким образом, редколесье может быть более разнообразным по составу видов нижнего яруса и, следовательно, по общему количеству видов сосудистых растений, чем соседний лес.

Наши наблюдения над бентосом наводят на мысль, что растительные сообщества могли бы быть более разнообразными в условиях стабильной среды. Климат пустыни Сонора отчетливо неустойчив с чередованием в году двух влажных и двух сухих периодов и с высокой изменчивостью общего количества осадков в разные годы. Однако некоторые части пустыни Сонора весьма богаты видами (см. рис. 3-10). Оказывается, что в этой пустыне нестабильность природных условий не столько лимитирует разнообразие, сколько превращается в такой аспект среды, на который растения реагируют дифференциацией ниш (см. рис. 3-7) и, как следствие этого, разнообразием видов. Растительность Ближнего Востока очень значительно нарушена человеком, она подвергалась пожарам, рубкам, сильному и разнообразному давлению выпаса овец, коз, крупного рогатого скота и верблюдов. Но измененная выпасом структура редколесий и кустарников тем не менее очень богата видами, адаптировавшимися к этим нарушениям, особенно видами однолетних и луковичных растений. Тот факт, что растительные сообщества теплого климата в Соноре, на Ближнем Востоке и в других местах столь богаты видами, несмотря на засуху и нестабильность среды, наводит на мысль, что температура в большей мере, чем увлажнение или стабильность, является тем основным фактором, который определяет видовое разнообразие сосудистых растений. Можно упомянуть и еще одно наблюдение над сообществами наземных растений, а именно, широколиственные листопадные леса в среднем заметно богаче видами, чем вечнозеленые хвойные леса в сходных условиях среды. Тип доминантных видов, определяющих характер листового опада и химический состав органического вещества почвы, значительно влияет на видовое разнообразие наземных растительных сообществ.

Особенности видового разнообразия растений кажутся менее регулярными и предсказуемыми, чем разнообразие птиц. Любопытно знать, какой вариант предсказуемости является более типичным, и в качестве теста мы рассмотрим еще одну группу животных — ящериц. Разнообразие пустынных ящериц изучалось Е. Р. Пьянкой в трех районах: на

юго-западе США, в африканской пустыне Калахари и в Австралии. Эти пустынные районы всегда были отдалены друг от друга, и их растения и животные эволюционировали независимо друг от друга. Представляет интерес выяснить, привела ли эволюция к конвергенции разнообразий в сообществах ящериц. В Соединенных Штатах разнообразие ящериц не связано с разнообразием видов растений, но скоррелировано с массой пустынных кустарников, с летней температурой и продолжительностью периода вегетации. В Калахари разнообразие ящериц имеет положительную корреляцию с разнообразием видов растений, но отрицательно зависит от количества осадков и покрытия растительности. В Австралии эти корреляции не были установлены, но очевидно, что здесь эволюция ящериц привела к значительно большему разделению между видами градиентов местообитания (бета-разнообразие). Кроме того, в Австралии некоторые ящерицы являются ночными животными, тогда как ящерицы в двух остальных районах почти целиком дневные. Австралийские ящерицы могут в известном смысле занимать пространство ниши, которое могло бы заполняться мелкими ночными млекопитающими в других пустынях. Австралийские пустыни гораздо богаче в видовом отношении (S от 15 до 40 видов ящериц), чем Калахари (12—16 видов), которая в свою очередь богаче американских пустынь (5—9 видов).

Ящерицы как насекомоядные в состоянии до некоторой степени конкурировать с птицами. На рис. 3-14 сопоставлены разнообразия видов птиц и ящериц для учетов, выполненных в трех удаленных друг от друга районах Земли. Как видно, разнообразие различается в этих трех районах не только по богатству видов, но и тем, каким образом разнообразие птиц и разнообразие ящериц в Австралии связаны друг с другом по сравнению с Америкой и Африкой. Результат исследования показывает, что разнообразие ящериц не конвергирует в этих трех районах, наоборот, оно дивергирует вследствие независимости их эволюционной истории.

Мы искали, правда без особого успеха, такой обобщенный феномен разнообразия, который был бы свойствен всем группам организмов. Мы нашли взамен разные главные факторы разнообразия в разных группах организмов, среди них: структура растительности — для птиц, стабильность условий среды обитания — для бентоса, температура и средние условия увлажнения — для растений и разнообразные зависимости в различных районах — для ящериц. Мы нашли и некоторые другие факторы, когда рассматривали другие группы организмов. Каким же образом может быть интерпретировано разнообразие в наиболее общем виде?

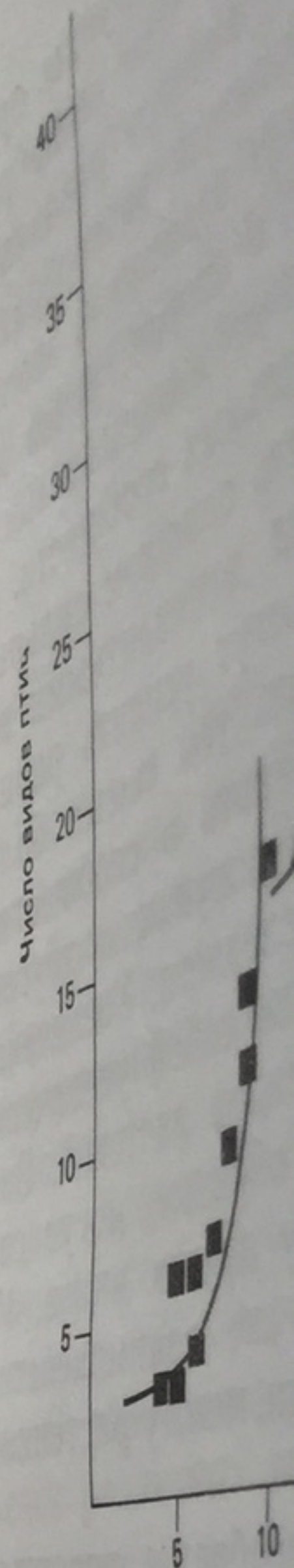


Рис. 3-14. Сравнение видов
Количества птиц и пустынь
борочных описаний д
(E. R. Pianka)

Рассмотрим еще р
низмов в сообществе
пространства число в
ходе эволюции, так к
тельные виды, котор
вдоль осей и обуслов
дов вдоль каждой из
возрастать при внед
зованию предельных
развитии в процессе
и видов, приспособле
эволюции современн
созданы новые досту
птиц эволюционирова
для определенной гр
эволюции при «удли
вдоль них большего
шами, и в случае доб
и усложнении простран

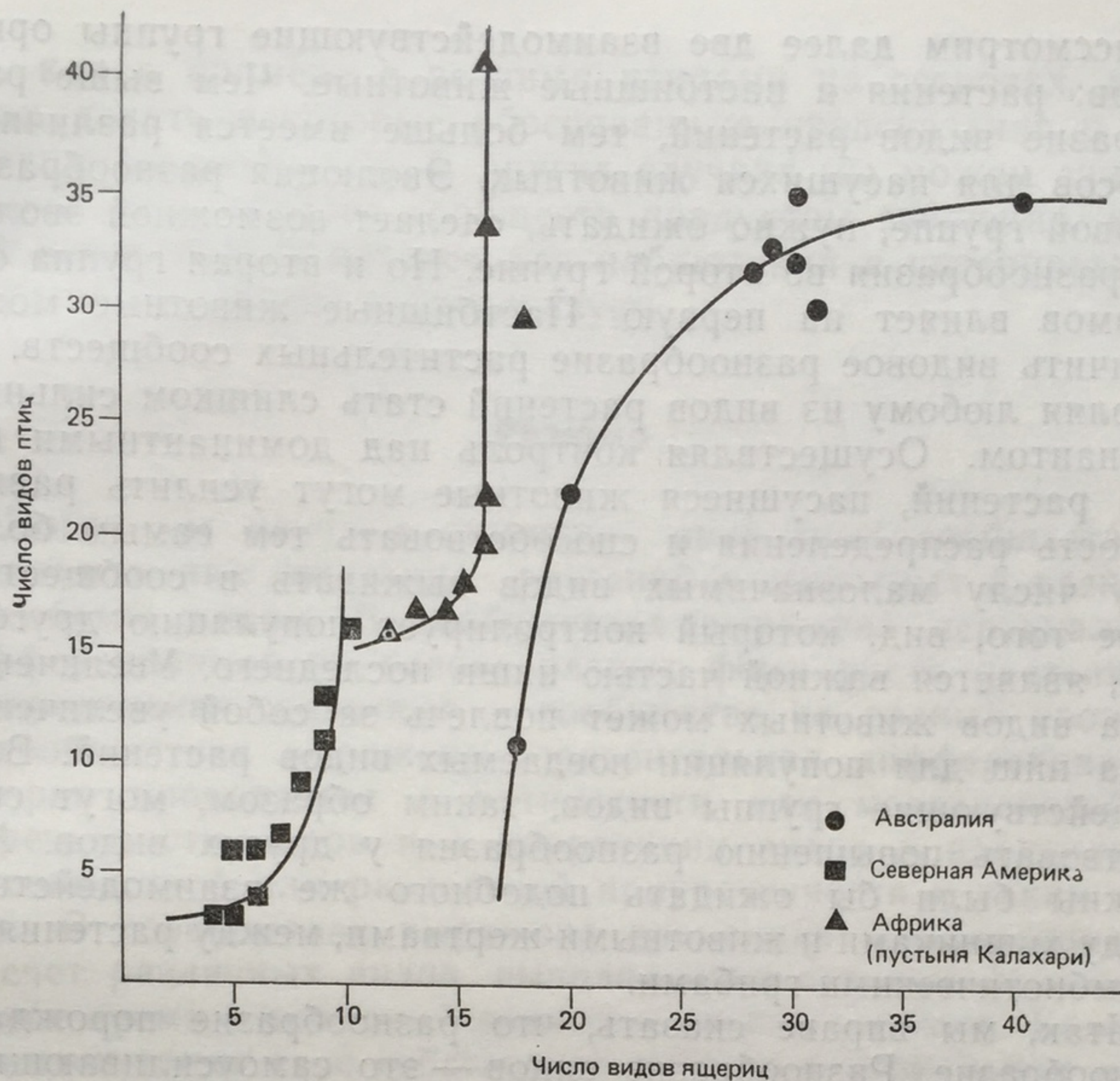


Рис. 3-14. Сравнение видового разнообразия пустынных птиц и ящериц. Количества птиц и пустынных видов ящериц определены по данным выборочных описаний для пустынных районов трех континентов. (Е. R. Pianka. «Ecology», 52, 1971, p. 1024—1029.)

Рассмотрим еще раз пространство ниши для группы организмов в сообществе. По отношению к каждой оси этого пространства число видов имеет тенденцию к увеличению в ходе эволюции, так как в сообщество включаются дополнительные виды, которые внедряются между другими видами вдоль осей и обуславливают более тесное расположение видов вдоль каждой из этих осей. Число видов может также возрасть при внедрении видов — специалистов по использованию предельных значений осей ресурсов, а также при развитии в процессе эволюции новых градиентов ресурсов и видов, приспособленных к их использованию. В результате эволюции современных цветковых растений в тропиках были созданы новые доступные ресурсы нектара и плодов, а виды птиц эволюционировали для их потребления. Разнообразие для определенной группы организмов увеличивается в ходе эволюции при «удлинении» осей ниши, и при «упаковке» вдоль них большего количества видов с более тесными нишами, и в случае добавления новых осей при «расширении» и усложнении пространства ниши.

Рассмотрим далее две взаимодействующие группы организмов: растения и пастбищные животные. Чем выше разнообразие видов растений, тем больше имеется различных ресурсов для пасущихся животных. Эволюция разнообразия в первой группе, нужно ожидать, сделает возможной эволюцию разнообразия во второй группе. Но и вторая группа организмов влияет на первую. Пастбищные животные могут увеличить видовое разнообразие растительных сообществ, не позволяя любому из видов растений стать слишком сильным доминантом. Осуществляя контроль над доминантными видами растений, пасущиеся животные могут усилить равномерность распределения и способствовать тем самым большему числу малозначимых видов выживать в сообществе. Более того, вид, который контролирует популяцию другого вида, является важной частью ниши последнего. Увеличение числа видов животных может повлечь за собой увеличение числа ниш для популяции поедаемых видов растений. Взаимодействующие группы видов, таким образом, могут способствовать повышению разнообразия у других видов. Мы должны были бы ожидать подобного же взаимодействия между хищниками и животными-жертвами, между растениями и симбиотическими грибами.

Итак, мы вправе сказать, что разнообразие порождает разнообразие. Разнообразие видов — это самоусиливающийся эволюционный феномен; эволюция разнообразия делает возможным дальнейшую эволюцию разнообразия. Разнообразия, которые мы наблюдаем в природе, интерпретируются как результат эволюции в течение определенного времени под воздействием многих факторов среды, влияющих на выживание, дифференциацию ниш и накопление видов в сообществах. Скорость эволюции и типы осей ниш неодинаковы у разных групп организмов. Даже если время эволюции было эквивалентным для разных сообществ и групп организмов, мы вправе предположить, что должно было произойти именно то, что мы наблюдаем сегодня: разные группы организмов выработали разные закономерности разнообразия в ответ на разное влияние среды.

В одних условиях среды либо биологические признаки (птицы), либо условия обитания (острова) служат причиной того, что разнообразие возрастает детерминированно до некоторого «потолка», иными словами, до определенного уровня устойчивого состояния. В других условиях среды такой потолок не может быть распознан. Растения тропического дождевого леса, но в особенности насекомые, создают впечатление об эволюции, которая основана на не имеющих очевидных пределов развитии дифференциации ниш и совершенствовании пространства ниши. В ряде особых случаев, в которых эволюция разнообразия кажется детерминирован-

ной, как в примере с певчими птицами на островах, мы в силах делать некоторые обоснованные предсказания о возможном разнообразии. В других случаях мы можем считать видовое разнообразие сообществ продуктом эволюции, который представляет интерес для наблюдения и интерпретации, но который реально непредсказуем.

Резюме

Когда мы изучаем структуру природных сообществ, то находим в них сочетание растений и животных с разными способами жизни. В сообществах выражена вертикальная дифференциация на основе разных форм роста растений и распределения животных в сообществе на разных уровнях. В сообществах выражена горизонтальная дифференциация, которая проявляется в пятнистости или мозаикоподобной встречаемости видов и в корреляции видов в направлении их совместной или раздельной приуроченности к таким пятнам. В сообществах выражена временная дифференциация за счет различных видов, выполняющих сходные функции в разное время в течение сезонных и дневных циклов. Каждый из видов имеет свое собственное место в вертикальном и горизонтальном пространствах, во временном ряду и в характере связи с другими видами в этом сообществе; место вида в сообществе по отношению к другим видам — это его ниша. Виды эволюционируют в направлении дифференциации ниш, что снижает конкуренцию между ними. В общем, нет двух видов, которые бы занимали одну нишу, использовали бы одни и те же ресурсы в одно и то же время и в одном месте и контролировались бы одним и тем же лимитирующим фактором в пределах одного стабильного сообщества.

Градиенты признаков ниши, по которым можно сравнивать виды сообщества друг с другом, могут быть представлены как координатные оси в абстрактном пространстве ниши, или гиперпространстве. Виды эволюционируют в направлении к рассеиванию их адаптивных центров в пространстве ниши. Виды широко варьируют по относительной значимости их в сообществе. Мы можем представить себе значимость вида как переменную величину, зависящую от той части пространства ниши, которую этот вид занимает, и от той части ресурсов сообщества, которую он использует; мы можем измерять значимость вида по его участию в продукции (или другой величине) всего сообщества. Виды по значимости в сообществе могут быть распределены в прогрессии от более к менее значимым. Результирующие кривые представляют по крайней мере три переходящие друг в друга формы, для интерпретации которых могут быть

применены три различные гипотезы о разделении ниш и определении относительных значимостей видов: случайные границы между нишами, перехват ниш и геометрические ряды и логнормальное распределение.

Сообщества различаются также по видовому разнообразию, или по числу видов. Видовое разнообразие показывает общую тенденцию к увеличению в направлении от арктических, антарктических и альпийских условий среды к условиям тропических равнин. Кроме того, разные группы организмов имеют разные корреляции разнообразия со структурой растительности, стабильностью окружающей среды, условиями увлажнения и т. д. Две взаимодействующие группы организмов (такие, как виды хищника и жертвы) могут создавать возможность для увеличения видового разнообразия друг у друга, и их разнообразия могут расти параллельно в ходе эволюции. Эволюция разнообразия является поэтому самодвижущимся процессом; эволюция разнообразия создает предпосылки для дальнейшей эволюции разнообразия. Разнообразие, которое мы наблюдали, во многих случаях непредсказуемо, но может быть интерпретировано как следствие эволюции. Сообщества как результат этой эволюции являются функциональными системами дифференцированных по нишам видов, а структура сообщества, дифференциация во времени и в пространстве, значимость и разнообразие видов — это взаимосвязанные проявления организации видов в сообществах.

К западу
сти покрыты
Полынные со
горий; выше
рослого можж
ник становит
с сосной съед
редколесья с
ярусом. При д
лее смыкается
желтой. Дале
ника убывает
ется сосновый
дугласии и п
очередь прих
ской. Затем п
лесов деревья
кустарники, о
ности. Выше
высокогорий.
разуют сплош
обществами из
ся среди скал.
Во времена
той изменяетс
(и животных)
тельности от
лугов. Факты
симости от а
выполненное
форме «зон ж
По представле
ствии с темпе
каждая из кот
ми растений и
несколько шир
акцию отделе
ния факторов ср

Глава 4

Сообщества и условия среды

К западу от Скалистых гор большие площади низменности покрыты зарослями полупустынных полукустарников. Полынные сообщества поднимаются до нижних частей предгорий; выше по склонам разбросаны отдельные кусты низкорослого можжевельника. Еще выше в горах, где можжевельник становится крупнее и многочисленнее и растет вместе с сосной съедобной, формируются открытые низкоствольные редколесья с покровом из злаков и кустарников в нижнем ярусе. При дальнейшем подъеме в горы редколесье все более смыкается, и в нем появляются отдельные деревья сосны желтой. Далее численность сосны съедобной и можжевельника убывает, а сосны желтой — увеличивается, и формируется сосновый лес. Постепенно сосна желтая уступает место дугласии и пихте одноцветной, на смену которым в свою очередь приходят леса из ели Энгельмана и пихты альпийской. Затем при переходе через самый верхний пояс горных лесов деревья уменьшаются в размере и превращаются в кустарники, образующие куртины среди луговой растительности. Выше границы леса расположены альпийские луга высокогорий. Они простираются вверх, но с высотой не образуют сплошного покрова и в конце концов сменяются сообществами из лишайников с немногими травами, ютящимися среди скал.

Во время подъема в горы мы могли видеть, что с высотой изменяется не только встречаемость видов растений (и животных), но также структура, или физиономия, растительности от полукустарников через редколесья и леса до лугов. Факты изменения характера растительности в зависимости от абсолютной высоты известны во всем мире, и выполненное К. Г. Меррием описание таких изменений в форме «зон жизни» — одно из ранних достижений экологии. По представлению К. Мерриема, растительность в соответствии с температурным градиентом формирует серию зон, каждая из которых характеризуется преобладающими видами растений и животных. Мы рассматриваем это явление несколько шире, чем вертикальные зоны, а именно как реакцию отдельных популяций видов и сообществ на изменения факторов среды.

Таким образом, нам предстоит ответить на ряд более общих вопросов, чем те, которые ставил перед собой Меррием:

1. Как видовые популяции распределены по отношению одна к другой и к сообществам вдоль некоего градиента среды?

2. Как сообщества определенной территории относятся к воздействию нескольких градиентов среды?

3. Каким образом мы можем лучше всего классифицировать эти сообщества?

4. Как интерпретировать в глобальном масштабе зависимость структуры сообществ от условий среды?

Распределение видов по градиентам среды

Рассмотрим для начала какой-либо отдельный градиент внешней среды, которым может быть, например, достаточно протяженный, ровный и непрерывающийся склон горы. Этот склон занят сообществами, в состав которых входит много видов растений, животных и сапробов. Мы уже знаем, что эти виды эволюционировали совместно, что их популяции связаны взаимными влияниями, что между некоторыми из них существует конкуренция и что их эволюция протекала в направлении ее снижения через дифференциацию экологических ниш. Какой же вариант распределения видов вдоль градиента является результатом этой эволюции? Ранее экологи предполагали, что виды образуют группировки, которые характеризуют определенные четко отграниченные друг от друга типы сообществ, часто называвшиеся *ассоциациями*. Такая точка зрения, когда сообщества признаются за отчетливо различимые единицы, может быть названа *теорией сообществ-единиц*. Она противоположна другому подходу, который независимо был развит в России в 1924 г. Л. Г. Раменским и в США в 1926 г. Г. А. Глизоном и известен как *индивидуалистическая гипотеза*. В основе этой гипотезы лежит представление о том, что виды распределены «индивидуалистически» и не образуют группировок, какие характерны для хорошо отграниченных друг от друга типов сообществ. Прежде чем отдать предпочтение одной из этих точек зрения (теории сообществ-единиц или индивидуалистической гипотезе), мы можем предложить несколько рабочих гипотез о возможных вариантах распределения видовых популяций, с тем чтобы после их обсуждения вновь вернуться к наблюдениям в природе и принять окончательное решение. Виды могут быть распределены по отношению друг к другу и к сообществам следующим образом.

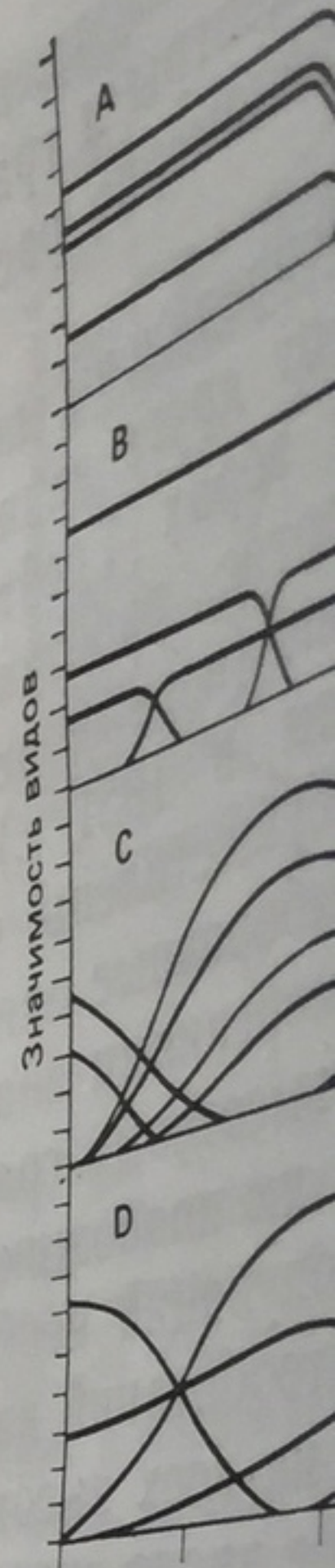


Рис. 4-1. Четыре варианта распределения видов по градиентам среды. Каждая кривая — один вид.

1. Конкурирующие виды, имеющие резкие границы в направлении с доминантами, производящими различающиеся виды, которые имеют свой собственный набор видов, соседних к другим (рис. 4-1).
2. Конкурирующие виды, имеющие резкие границы с параллельными границами.
3. Конкуренция, формирующая менее эволюционные группы видов, способные к переходу в группы с характерными сообществами.
4. Конкуренция, формирующая группы видов, имеющих резкие границы между видами.

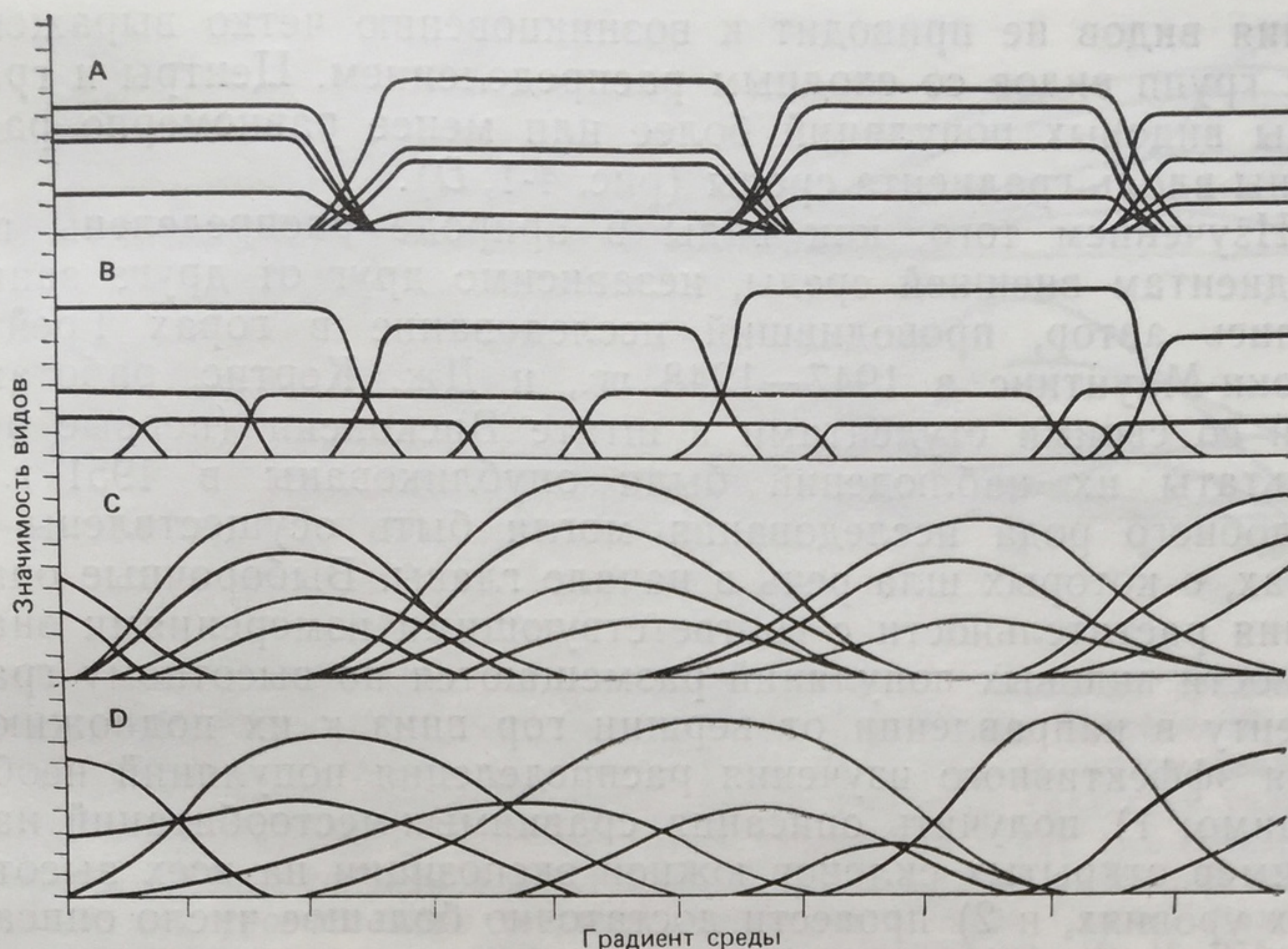


Рис. 4-1. Четыре гипотетических типа распределения видов по градиенту среды. Каждая кривая на рисунке отражает распределение одной видовой популяции.

1. Конкурирующие виды, включая растения-доминанты, взаимно исключают друг друга, и их популяции разделены резкими границами. Менее значимые виды эволюционировали в направлении формирования тесных ассоциативных связей с доминантами и выработки приспособлений для совместного произрастания. В этом случае вдоль градиента возникают различающиеся между собой зоны, причем каждая зона имеет свой собственный набор приспособленных друг к другу видов, который позволяет провести четкую границу с соседним сочетанием видов, также приспособленных друг к другу (рис. 4-1, A). Эти зоны и представляют собой относительно дискретные типы сообществ.

2. Конкурирующие виды исключают друг друга и разделены резкими границами, однако не объединены в группы с параллельным распределением (рис. 4-1, B).

3. Конкуренция в большинстве случаев не приводит к формированию резких границ между видовыми популяциями. Тем не менее эволюция видов в направлении взаимного приспособления происходит, и в результате ее формируются группы видов со сходным распределением (рис. 4-1, C). Эти группы характерны для разных типов сообществ, но сами сообщества переходят друг в друга, образуя континуум.

4. Конкуренция обычно не ведет к развитию резких границ между видовыми популяциями, а эволюция взаимоотно-

шения видов не приводит к возникновению четко выраженных групп видов со сходным распределением. Центры и границы видовых популяций более или менее равномерно рассеяны вдоль градиента среды (рис. 4-1, D).

Изучением того, как виды в природе распределены по градиентам внешней среды, независимо друг от друга занимались автор, проводивший исследование в горах Грейт-Смоки-Маунтинс в 1947—1948 гг., и Дж. Кертис, работавший со своими студентами в штате Висконсин (первые результаты их наблюдений были опубликованы в 1951 г.). Подобного рода исследования могли быть осуществлены в горах, о которых шла речь в начале главы. Выборочные описания растительности с соответствующими измерениями значимости видовых популяций размещаются по высотному градиенту в направлении от вершин гор вниз к их подножию. Для эффективного изучения распределения популяций необходимо: 1) получить описания сравнимых местообитаний, например открытых склонов южной экспозиции на всех высотных уровнях, и 2) провести достаточно большое число описаний, с тем чтобы можно было сгруппировать их и вывести средние по высотным интервалам. Необходимо усреднить пять или более описаний на каждом 100-метровом интервале изменения высоты над уровнем моря, для того чтобы устранить имеющиеся отклонения в распределении популяции. В результате будет получена *трансекта* с таблицами, в которых показано, как каждый вид распределен в отношении к высотному градиенту, к другим видам и типам сообществ, которые можно было наблюдать. Такие же описания мы можем выполнить и по отношению к топографическому градиенту увлажнения. Этот градиент, определяемый влажностью почвы и состоянием атмосферы, простирается от влажных днищ каньонов через более сухие нижние части стенок каньонов, открытые северные склоны и промежуточные восточные и западные склоны вплоть до наиболее сухих южных и юго-западных склонов. Чтобы с помощью градиента увлажнения можно было получить топографическую трансекту, необходимо провести учеты на одной и той же высоте над уровнем моря. Из описаний, выполненных для равных либо очень сходных высот, выводятся средние для различных условий среды вдоль градиента увлажнения.

Когда мы таким путем изучаем кривые распределения популяций растений по градиентам экологических факторов, то получаем результат, соответствующий гипотезе 4 (рис. 4-1, D и рис. 4-2). (Случаи резких границ между конкурирующими видами и тесных пространственных ассоциаций видов также известны, но все же популяции обычно распределены так, как это изображено на рис. 4-2.) Результаты наблюдений согласуются с принципом индивидуальности

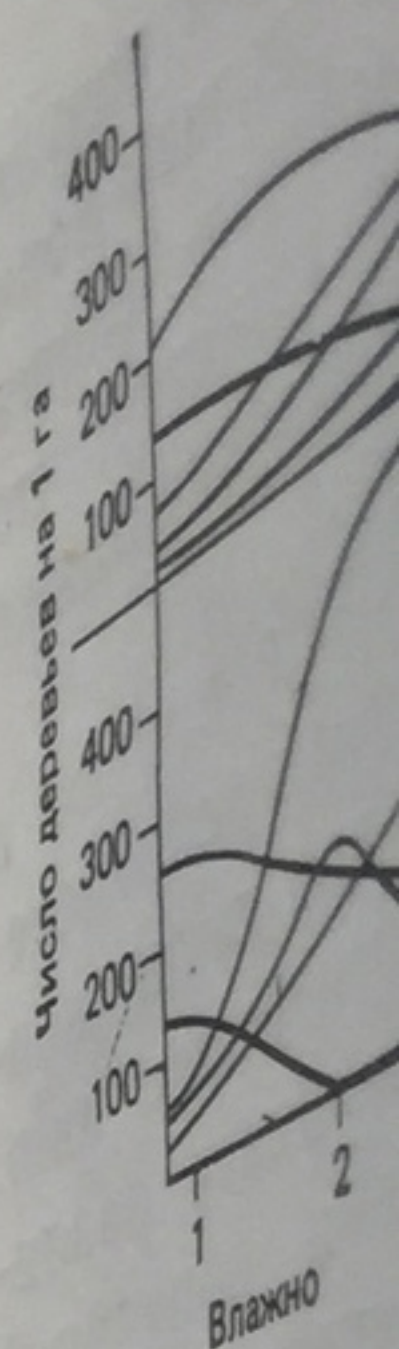


Рис. 4-2. Действие среды. Популяции число деревьев с (10⁴ м²). Описание в направлении склонов. Данные с 1070 м над уровнем моря, штат Аризона, на take.

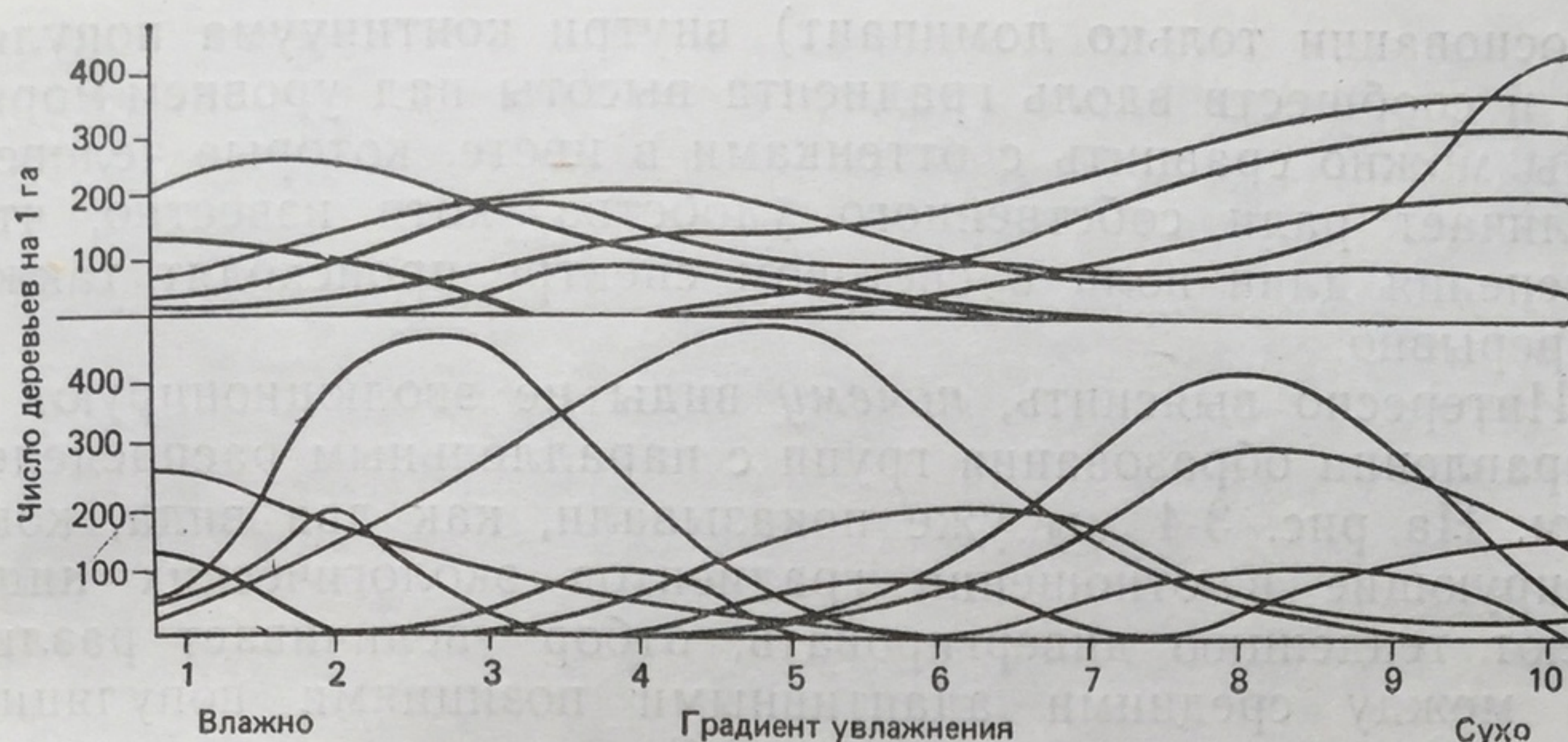


Рис. 4-2. Действительное распределение популяций видов по градиенту среды. Популяции видов охарактеризованы плотностью, измеренной как число деревьев с диаметром ствола 2 см и больше на одном гектаре (10^4 м^2). Описания выполнены вдоль топографического градиента увлажнения в направлении от влажных днищ ущелий до сухих юго-западных склонов. Данные собраны в горах Сискийу, штат Орегон, на высоте 760—1070 м над уровнем моря (верхний график) и в горах Санта-Каталина, штат Аризона, на высоте 1830—2140 м (нижний график). (R. H. Whittaker. «Biological Reviews», 42, 1967, p. 207—264.)

сти видов, сформулированным Л. Раменским и Г. Глизоном: *каждый вид распределен по-своему, в соответствии со своими генетическими, физиологическими и связанными с жизненным циклом характеристиками, и по-своему относится как к физическим факторам среды, так и к другим видам. Таким образом, в природе нельзя найти и двух видов, которые имели бы сходное распределение.*

Наблюдения подтверждают также принцип Раменского и Глизна о существовании континуума сообществ: *широкие перекрытия экологических амплитуд и рассредоточенность центров распределения популяций вдоль градиента среды приводят к тому, что большинство сообществ непрерывно переходят одно в другое, и это случается гораздо чаще, чем образование определенных ясно разграниченных друг от друга сообществ. (Разумеется, если градиенты внешней среды дискретны или нарушены пожарами, рубками и т. п., то возникает и дискретность сообществ.)*

Полезно различать зоны жизни, как это делал К. Меррием, в качестве крупных типов растительности, обусловленных различиями в температуре. Однако зоны обычно переходят одна в другую, распределения массовых видов, по которым мы выделяем зоны, широко перекрывают друг друга, а прочие виды растений и животных не образуют групп с очень сходным с доминантами распределением. Зоны — это типы сообществ, которые различает человек (как правило,

на основании только доминант) внутри континуума популяций и сообществ вдоль градиента высоты над уровнем моря. Зоны можно сравнить с оттенками в цвете, которые человек различает ради собственного удобства, хотя известно, что изменения длин волн в световом спектре происходят также непрерывно.

Интересно выяснить, *почему* виды не эволюционируют в направлении образования групп с параллельным распределением. На рис. 3-4 мы уже показывали, как два вида, конкурирующие в отношении градиентов экологических ниш, имеют тенденцию дивергировать; отбор увеличивает различие между средними адаптивными позициями популяций двух видов по градиенту ниши. Заменим теперь градиент ниши (горизонтальная ось на рис. 3-4) на градиент местообитания. Два вида (в той же самой нише или в сходных) находятся в состоянии острой конкуренции в границах одного и того же значения какого-либо градиента местообитания, например высоты над уровнем моря или увлажнения. В этом случае отбор также будет увеличивать различия между средними положениями в адаптации видов вдоль градиента местообитания. Подобно тому как конкурирующие виды эволюционируют в направлении дифференциации экологических ниш, они эволюционируют также и в направлении дифференциации различий в местообитании.

Приведем упрощенный пример этого процесса. Несколько видов распределены по градиенту условий среды (рис. 4-3). Новый вид, обозначенный цифрой 4, внедряется на эту территорию. Его потенциальное распределение вдоль градиента, сформировавшееся в соответствии с генетическими свойствами вида в другом районе, показано пунктирной линией в верхней части рисунка. Однако поскольку вид 4 оказывается в состоянии жесткой конкуренции с видом 3, его популяция смещает свое положение в направлении к виду 5 и занимает некоторую часть градиента между этими двумя видами (3 и 5), что и отражено в нижней части рисунка. Это в свою очередь вызывает изменение в характере распределения других видов, отчего полосы их распределений, показанная отрезками прямых между верхним и нижним рисунками, уменьшается. Вид 4 удерживается и получает свое собственное место на шкале градиента благодаря как различию его ниши от ниш видов 3 и 5, достаточно, чтобы он мог существовать в их присутствии, так и благодаря новой амплитуде предпочитаемого местообитания, что снижает конкуренцию, возникающую от частичного перекрытия ниш.

Таким образом, эволюция популяций в направлении уменьшения конкуренции идет как за счет дифференциации ниш, так и путем дифференциации местообитания и удаления центров распределения популяций друг от друга на гра-

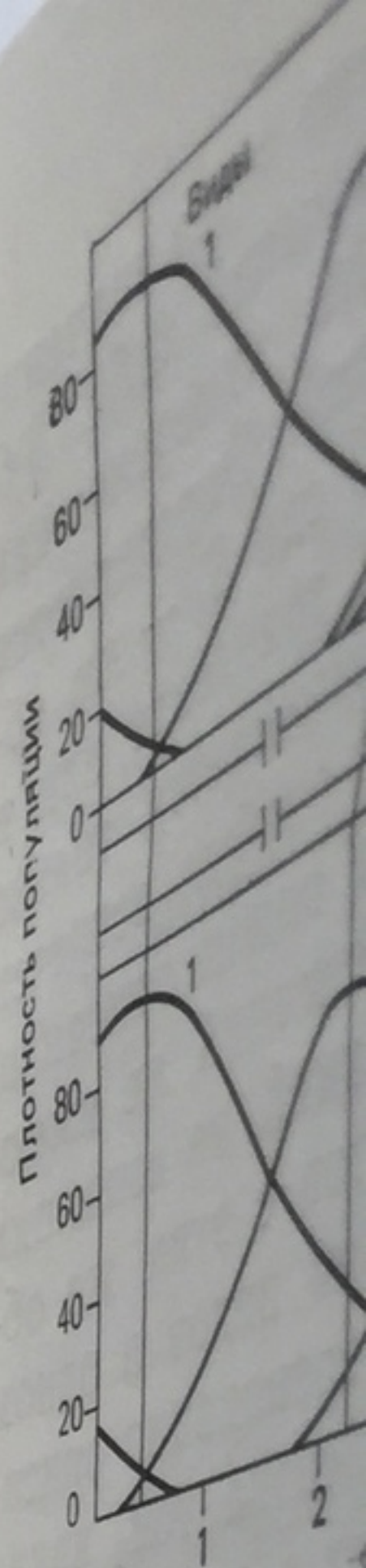


Рис. 4-3. Внедрение нового вида (4) потенциально м... показано пунктирной л... с видами 3 и 5 он вне... сунке. Полосы между... отклонения или распре... них

диентах среды. Об... временно, так как... занные стороны ед... к условиям среды... зывается не формир... пределением, а как р...

Рис. 4-2 иллюстр... эволюционного процесс... распределены вдоль... пографический град... онов до склонов юж... сотном уровне). От... обнаруживают сходн... на нижнем рисунке... окказывается выше... уже. Перед нами дру... заменяющих друг дру... к необходимости раз... образия внутри сообщ... определенного место... образия между место... сти флористического... Трансекта, показанная... метно более высокое

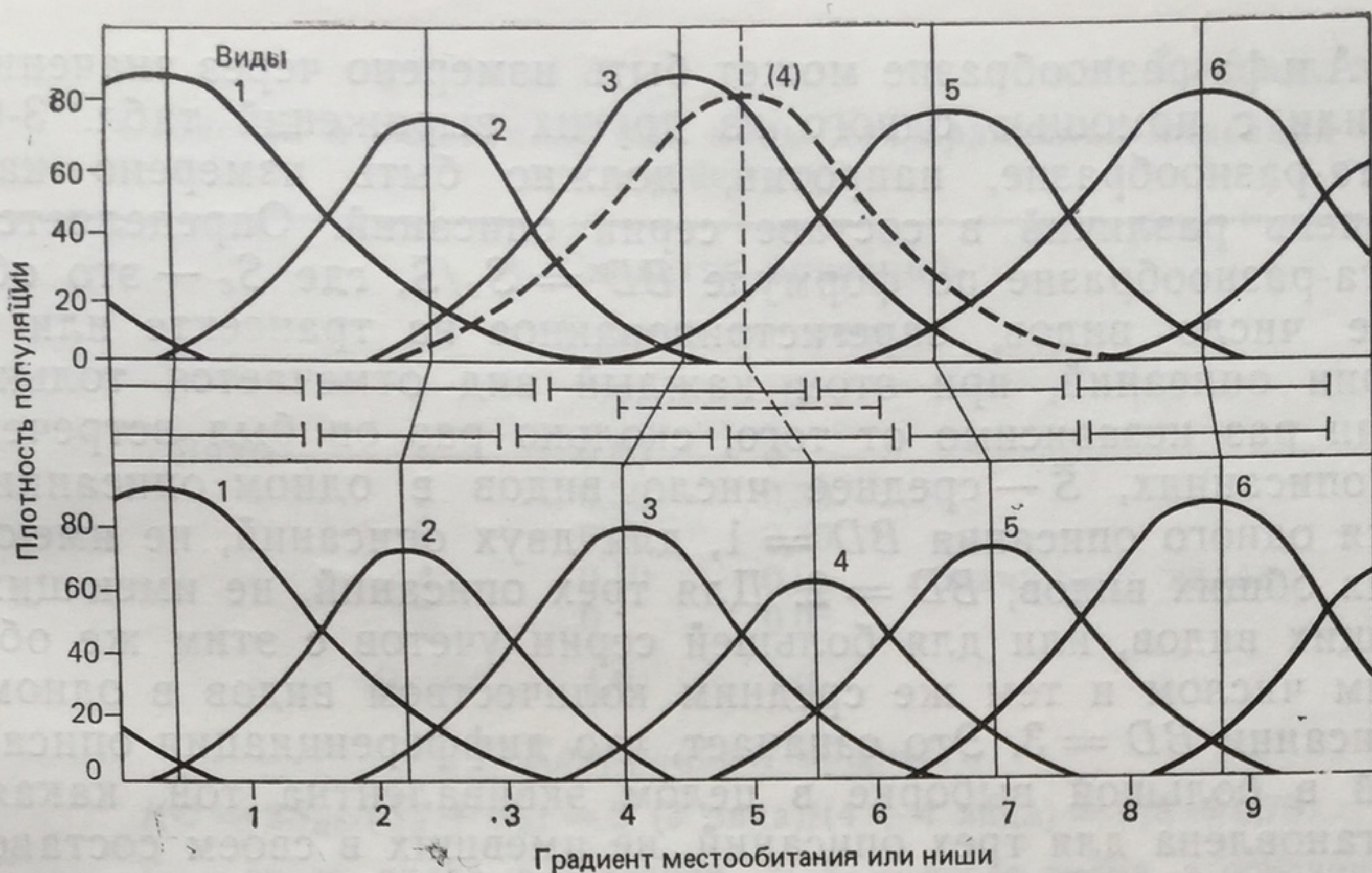


Рис. 4-3. Внедрение новых видов в градиент сообщества. Новый вид (номер 4) потенциально может быть распределен по градиенту так, как это показано пунктирной линией на верхнем рисунке. В процессе конкуренции с видами 3 и 5 он внедряется между ними, что отражено на нижнем рисунке. Полосы между цифрами представляют собой дисперсии (степени отклонения или распределения популяций с каждой стороны от их средних позиций на градиенте среды).

диентах среды. Оба направления отбора происходят одновременно, так как ниша и местообитание — две тесно связанные стороны единого процесса общей адаптации видов к условиям среды. Однако следствием этого процесса оказывается не формирование групп видов с параллельным распределением, а как раз обратное явление.

Рис. 4-2 иллюстрирует дальнейшие результаты этого эволюционного процесса. Показаны два сообщества, которые распределены вдоль сходных градиентов условий среды (топографический градиент увлажнения в горах от днщ каньонов до склонов южных экспозиций на одном и том же высотном уровне). Отдельные описания лесов двух районов обнаруживают сходное видовое разнообразие. В то же время на нижнем рисунке число видов, встреченных по градиенту, оказывается выше, а распределение видов соответственно уже. Перед нами случай более экстенсивной смены видов, заменяющих друг друга по градиенту. Все это приводит нас к необходимости различать *альфа*-разнообразие, или разнообразие внутри местообитания в смысле богатства видов определенного сообщества, и *бета*-разнообразие, или разнообразие между местообитаниями, то есть степень изменчивости флористического состава сообществ вдоль градиента. Трансекта, показанная в нижней части рис. 4-2, имеет заметно более высокое бета-разнообразие,

Альфа-разнообразие может быть измерено через значение S или с помощью одного из других выражений табл. 3-6. Бета-разнообразие, напротив, должно быть измерено как степень различий в составе серии описаний. Определяется бета-разнообразие по формуле $BD = S_c/\bar{S}$, где S_c — это общее число видов, зарегистрированное на трансекте или в серии описаний, при этом каждый вид отмечается только один раз независимо от того, сколько раз он был встречен в описаниях, \bar{S} — среднее число видов в одном описании. Для одного описания $BD = 1$, для двух описаний, не имеющих общих видов, $BD = 2$. Для трех описаний, не имеющих общих видов, или для большей серии учетов с этим же общим числом и тем же средним количеством видов в одном описании $BD = 3$. Это означает, что дифференциация описаний в большой выборке в целом эквивалентна той, какая установлена для трех описаний, не имевших в своем составе общих видов. Для древесного яруса двух трансект, показанных на рис. 4-2, $BD = 2,6$ (вверху) и $BD = 3,7$ (внизу).

Мы можем также измерить бета-разнообразие как степень изменения флористического состава описаний вдоль градиента, иными словами, используя степень различия описаний в противоположных концах шкалы градиента. Имеется несколько способов измерить сходство описаний растительных сообществ. Наиболее простые меры здесь — это *коэффициент общности и процентное сходство*¹. Коэффициент общности равен отношению удвоенного числа видов, которые встречены в обоих сообществах, к общему числу видов, встреченных в одном и другом сообществах (табл. 4-1, 1). Коэффициент общности, таким образом, выражает только флористическое сходство на основании присутствия и отсутствия видов в обоих описаниях. Процентное сходство основано на сумме различий значимости видов (без учета знака, для каждого вида в двух описаниях). Оно может быть определено более просто — суммированием тех значений значимости видов, которые в каждой паре описаний оказываются меньшими, включая нуль для тех видов, которые отсутствовали в одном из описаний (табл. 4-1, 2). Процентное сходство в отличие от коэффициента общности выражает степень сходства количественного участия видов в описаниях. *Эвклидово расстояние* — третья мера, включенная в табл. 4-1, — используется в анализе главных компонент и в ряде других методов. По сравнению с двумя предыдущими этот показатель менее пригоден для описания сообществ, так как в нем слишком велико влияние значимости доминантных видов и ошибок в их оценке при описании. Процентное сходство и

¹ В советской литературе эти индексы известны как коэффициенты Жаккара и Сьеренсена. — Прим. ред.

Сходство и расстояние как меры для сравнения описаний сообществ

А. Сходство описаний

Пример описания

		А	В	Значимость видов
Виды	1	0,40	0	
	2	0,30	0,30	
	3	0,20	0,40	
	4	0,10	0,25	
	5	0	0,05	
Всего		1,0	1,0	

1. Коэффициент общности

$$KO = 2S_{ab}/(S_a + S_b) = 2 (3 \text{ вида}) / (4 + 4 \text{ вида}) = 6/8 = 0,75$$

Здесь S_a — число видов в описании А; S_b — число видов в описании В; S_{ab} — число видов в обоих описаниях.

2. Процентное сходство

$$PC = 1 - 0,5 \sum |p_a - p_b| = \sum \min(p_a \text{ или } p_b) = \\ = 1 - 0,5 (0,40 + 0 + 0,20 + 0,15 + 0,05) = 0 + 0,30 + 0,20 + 0,10 + 0 = \\ = 1 - 0,5 (0,80) = 0,60.$$

Здесь p_a — выраженная в десятых долях значимость данного вида в описании А; p_b — выраженная в десятых долях значимость того же вида в описании В.

(Если сумма значимостей видов в описании не соответствует 1,0, то процентное сходство может быть оценено как

$$PC = 2 \sum \min(n_a \text{ или } n_b) / (N_a + N_b).$$

В этом случае n_a и n_b — значимости видов в описаниях А и В; N_a и N_b — общая значимость всех видов в описаниях А и В.)

3. Евклидово расстояние

$$EP = \sqrt{\sum (n_a - n_b)^2} \text{ или}$$

$$EP = \sqrt{\sum (p_a - p_b)^2 / 2} \text{ (относительное евклидово расстояние)} = \\ = \sqrt{(0,16 + 0 + 0,04 + 0,0225 + 0,0025) / 2} = \sqrt{0,1125} = 0,335$$

Б. Пифагорово расстояние вдоль оси полярной ординации

$$x = (L^2 + D_1^2 - D_2^2) / 2L,$$

где L , D_1 , D_2 — выраженное в десятичных долях или процентах несходство, или расстояние, обычно определяемое как $(1 - PC)$ или $(1 - KO)$, L — расстояние между двумя концевыми точками, D_1 — расстояние описания, помещенного на оси, считая от одной концевой ее точки, и D_2 — аналогичное расстояние, рассчитанное от второй концевой точки оси. Положение описания на оси в этом случае равно x . Определение высоты описания над осью, e , желательно, если ее концевые точки используют для построения второй оси, но e не используется для ординации.

$$e = \sqrt{D_1^2 - x^2}.$$

коэффициент общности можно вычесть из 1,0 и таким образом получить наиболее простую меру несходства, или расстояния.

Эти меры выражают *экологическое расстояние*, то есть степень несходства видового состава описаний, отражающую их положение вдоль градиентов условий среды или других факторов. Более высокое бета-разнообразие градиента сообщества, помещенного внизу рис. 4-2, проявляется в более низком значении процентного сходства описаний в крайних точках градиента (0,9% против 18% для сообщества, показанного в верхней части рисунка, что соответствует и большему экологическому расстоянию между этими крайними точками).

Альфа- и бета-разнообразие могут рассматриваться как результат многообразия ниш и местообитаний видов. Оба типа могут параллельно изменяться вдоль некоторых климатических градиентов, например, оба нарастают в направлении от прибрежных секвойевых лесов в глубь континента, к горным территориям, которые охарактеризованы верхней трансектой на рис. 4-2. При изучении изменения сообществ птиц по градиенту разнообразия от холодных климатов к тропикам Макартур обнаружил известную независимость этих двух типов. Альфа-разнообразие для птиц, тесно связанное, как мы уже отмечали, со структурой растительности, оказалось не намного выше в тропиках по сравнению с лесами умеренной полосы. В то же время бета-разнообразие возрастало в тропиках, и притом резким скачком. В этом различии проявилось существование так называемой точки насыщения, которая означает максимально возможное разделение пространства ниши для птиц при данной структуре растительности. Эволюция в тропиках не ведет к увеличению альфа-разнообразия выше уровня насыщения, но обеспечивает внедрение дополнительного числа видов вдоль градиентов среды путем дифференциации местообитаний и сужения распределения местообитаний, что и приводит к возрастанию бета-разнообразия.

Закономерности пространственного размещения сообществ

Выше мы уже рассмотрели популяционную структуру сообществ, изменяющуюся по градиентам условий среды. Это позволяет нам обосновать следующие три концепции. Во-первых, это концепция *градиента сообществ (ценоклина)*, представленного в границах популяций на рис. 4-2. Во-вторых, это концепция факторов внешней среды, изменяющихся совместно в пространстве. Так, «градиент высоты над уровнем моря» включает уменьшение средней температуры и про-

должительности вегетационного сезона, увеличение количества осадков и скорости ветра и т. д., происходящих в направлении увеличения высоты. Все эти факторы одновременно воздействуют на растения и животных, и без специального эксперимента часто нелегко бывает решить, какой из них является самым важным для данной популяции. Сочетание факторов среды, которые синхронно изменяются в пространстве параллельно градиенту сообществ и тем самым влияют на формирующие его популяции, называется *комплексным градиентом*. В-третьих, это концепция *экоклина*, под которым понимают совокупность ценоклина и комплексного градиента среды, иными словами, концепция градиента экосистем.

Подход к сообществам на основе изучения экоклинов весьма плодотворен, поскольку позволяет установить направление градиентов видовых популяций и характер изменения параметров сообщества по градиентам среды. Исследования, целью которых является установление отношения популяций видов и характеристик сообщества к градиентам условий среды, носят название *градиентного анализа* и выступают как основная альтернатива принципа классификации сообществ. (В классификации типы сообществ установлены, и их можно охарактеризовать расположением в границах факторов среды, видового состава и других характеристик сообщества.) В предыдущем разделе рассматривались результаты градиентного анализа для выяснения вопроса о том, как видовые популяции относятся друг к другу и к сообществам по градиентам отдельных факторов среды. Теперь нам необходимо выяснить возможность применения градиентного анализа для изучения мозаики сообществ, определяемой более чем одним градиентом условий среды.

В горах, например, сообщества резко изменяются в зависимости от градиентов как высоты над уровнем моря, так и топографического увлажнения, поэтому должны быть исследованы оба градиента. Вполне возможно для изучения горной растительности использовать трансекты как по градиенту высоты, так и по топографическому градиенту увлажнения. Эти два варианта трансект пересекаются и образуют сетку, включающую в себя мозаику варьирующих сообществ, которую и необходимо изучить. Для решения некоторых других задач при исследовании мозаики горных сообществ более эффективным, однако, оказывается другой подход. Два вида комплексных градиентов можно использовать как вертикальную и горизонтальную оси схемы, как это показано на рис. 4-4. Описания растительности, проведенные рандомизированно в различных точках горной территории, могут быть распределены в виде точек в координатах двух осей, причем для каждой точки можно указать значимость видов и тип сообщества, установленный при классификации. Видовые

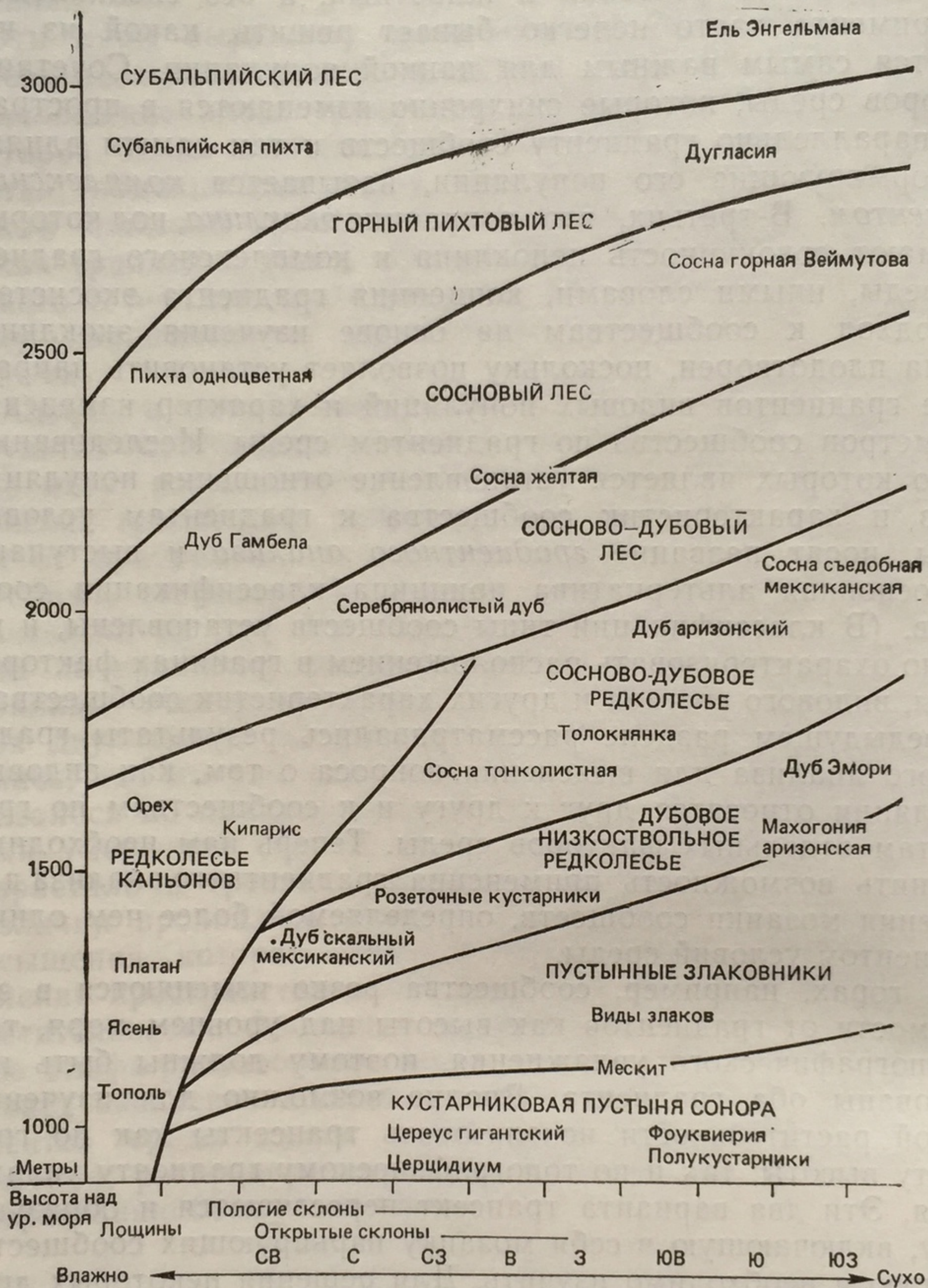


Рис. 4-4. Схема растительности гор Санта-Каталина (свыше 2800 м над уровнем моря), штат Аризона. Четыреста описаний растительности распределены на схеме в зависимости от их положения на осях градиента высоты над уровнем моря (слева) и градиента топографического увлажнения (внизу). Сплошные линии соединяют средние положения каждого типа сообществ. Доминантные виды показаны для той части распределения, где они имеют наибольшую значимость. (R. H. Whittaker, W. A. Niering, «Ecology», 46, 1965, p. 429—452.)

популяции и типы сообществ могут быть отграничены на схеме, с тем чтобы показать их отношение друг к другу и к условиям среды.

Рис. 4-4 показывает зависимость типов сообществ от высоты над уровнем моря и топографического увлажнения в горах Санта-Каталина на юго-востоке Аризоны. Ознакомление с этой схемой позволяет ответить на ряд интересных вопросов:

1. Размещение сообществ определяется в основном нарастанием аридности климата при уменьшении высоты над уровнем моря. Если исключить из поля нашего внимания леса каньонов, то становится отчетливо видно, что эта пространственная мозаика образована зонами, чередование которых отражает изменение условий увлажнения при подъеме в горы (этот порядок не распространяется на горную растительность районов с более высоким количеством осадков). На данной высоте северные склоны и ущелья лучше увлажнены и отличаются более холодным климатом, южные же склоны более теплые и сухие. Зоны имеют соответствующие названия, причем любая из них по южным склонам простирается выше, чем по северным склонам и каньонам¹.

2. Зоны различаются между собой жизненными формами доминантных видов. Смена жизненных форм происходит непрерывно: в направлении от высоких уровней к низким сменяют друг друга хвойные породы, склерофильные деревья (вечнозеленые дубы), невысокие хвойные деревья (можжевельник, сосна съедобная) с примесью вечнозеленых склерофильных и розеточных кустарников, злаки, колючие кустарники и полукустарники пустыни.

3. Видовые популяции имеют «колоколообразные» распределения вдоль градиента каждого фактора среды (рис. 4-5). У некоторых видов отмечается несколько пиков, отражающих центральные точки адаптации экотипов. При двух измерениях, как и при одном измерении, видовые популяции широко перекрываются, но их центры рассеяны в пространстве, образованном осями факторов. Поскольку мозаика сообществ, подобная показанной на рис. 4-4, включает сотни видов сосудистых растений, то ее можно трактовать как комплексный популяционный континуум, который образован многочисленными перекрывающимися друг друга видовыми популяциями.

4. Параметры сообществ и характеристики почв также обнаруживают закономерную мозаику в соответствии с мозаикой условий среды. Видовое разнообразие возрастает от высоких уровней к низким, то есть от влажных лесов к редколесьям, злаковникам и пустыням низкогорий. Напротив,

¹ Здесь под зонами автор понимает вертикальные пояса, — Прим. ред.

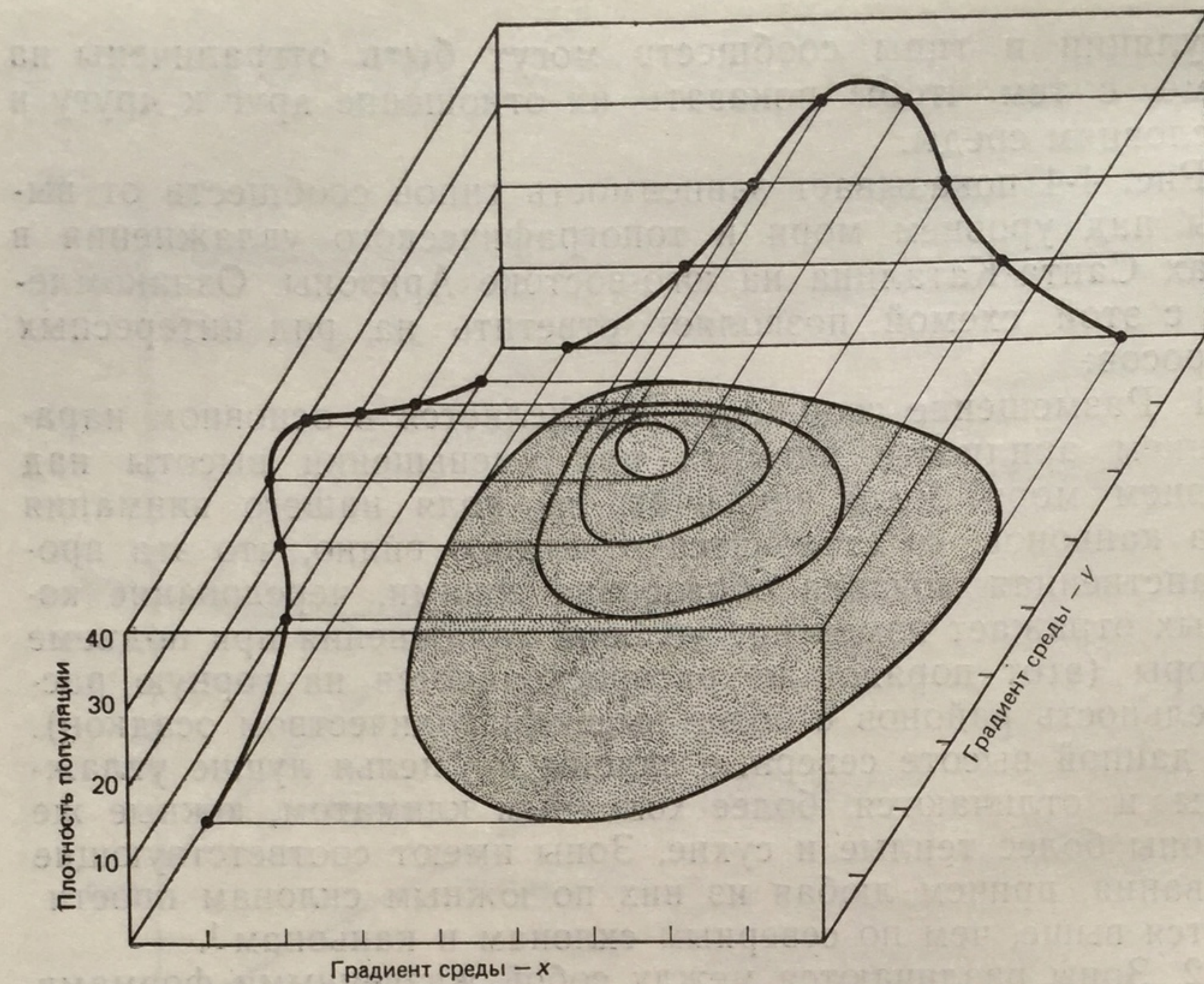


Рис. 4-5. Распределение популяции по двум градиентам среды. Распределение имеет «колоколообразную» (или «холмообразную») форму. От вершины (пика) распределения плотность популяции убывает во всех направлениях. Любая транsekта через сообщество вдоль одного из градиентов среды, полностью пересекающая область обитания популяции, позволяет получить «колоколообразную» кривую распределения плотности популяции по этому градиенту.

количество продуцируемой органической массы убывает сверху вниз, следуя изменению градиента увлажнения. В том же направлении возрастают величина рН почвы и содержание в ней питательных веществ, органического же вещества в почве становится все меньше.

5. Таким образом, схема позволяет представить связь факторов среды, видовых популяций и сообществ друг с другом и обосновать концепцию растительности как мозаику популяций и сообществ, соответствующую мозаике условий среды.

Во многих районах для развития сообществ ведущими оказываются три или более градиента среды. Часто необходимо бывает принять во внимание сразу несколько почвенных характеристик и факторов нарушения сообществ, однако при этом далеко не всегда удастся тотчас установить, какой из этих инградиентов является наиболее важным. В этих условиях целесообразно оценить главные градиенты среды косвенным путем. Их выявляют путем сопоставления

описаний сообществ, а не прямым градиентным анализом, о котором рассказано выше.

Один из методов, который применяется в таких случаях, называется *полярной ординацией*. Берется представительная выборка описаний сообществ, которые надо исследовать. Все описания сравниваются друг с другом с помощью коэффициента общности, процентного сходства или других аналогичных измерений (см. табл. 4-1, А). В результате составляется таблица, которая содержит измерения сходства каждого описания по сравнению с каждым другим описанием. Два описания, которые оказываются крайними в отношении сходства и которые наименее сходны между собой, могут быть выбраны как первая пара концевых точек оси. Каждое из оставшихся в выборке описаний теперь может быть сопоставлено с описаниями концевых точек, таким способом для них определяется место на оси. Производимые при этом вычисления основаны на теореме Пифагора и используют уравнение, приведенное в табл. 4-1, Б. Таким путем все выборочные описания могут быть размещены на данной оси.

Некоторые описания в средней части оси могут оказаться достаточно несхожими друг с другом. Пара описаний с наименьшим сходством и в этом случае может быть выбрана в качестве концевых точек второй оси, и все описания будут распределены по этой оси тем же способом, какой описан выше. Этот процесс может быть продолжен и для третьей, и, если необходимо, для четвертой оси. В результате такой обработки, или ординации, описаний мы получаем некоторое абстрактное пространство, определяемое осями. Описания теперь могут быть представлены как точки в пределах некоторого гиперпространства осей, однако это будут не градиенты ниш, а лишь градиенты изменения видового состава описаний. Эти градиенты в какой-то мере соответствуют экоклинам, но они еще не идентифицированы как таковые.

На рис. 4-6 приведены результаты простейшей обработки десяти описаний различных типов сообществ в пределах пространства, ограниченного всего двумя осями. Описания этих 10 типов проведены в облесенном ландшафте в Польше и охватывают диапазон от ясенево-ольховых заболоченных редколесий и болот до сосняков-черничников и зарослей лещины. Одновременно с описаниями, размещенными на схеме, в тех же точках можно показать и значения факторов среды. Из схемы видно, что влажность почвы убывает от верхнего левого угла к правому нижнему, в то время как плодородие почвы возрастает от нижнего левого к верхнему правому углу. Схема, таким образом, представляет мозаику сообществ в их отношении к мозаике свойств почвы. Оси фактически являются экоклинами, но положение их наклонно по отношению к выбранным осям влажности и

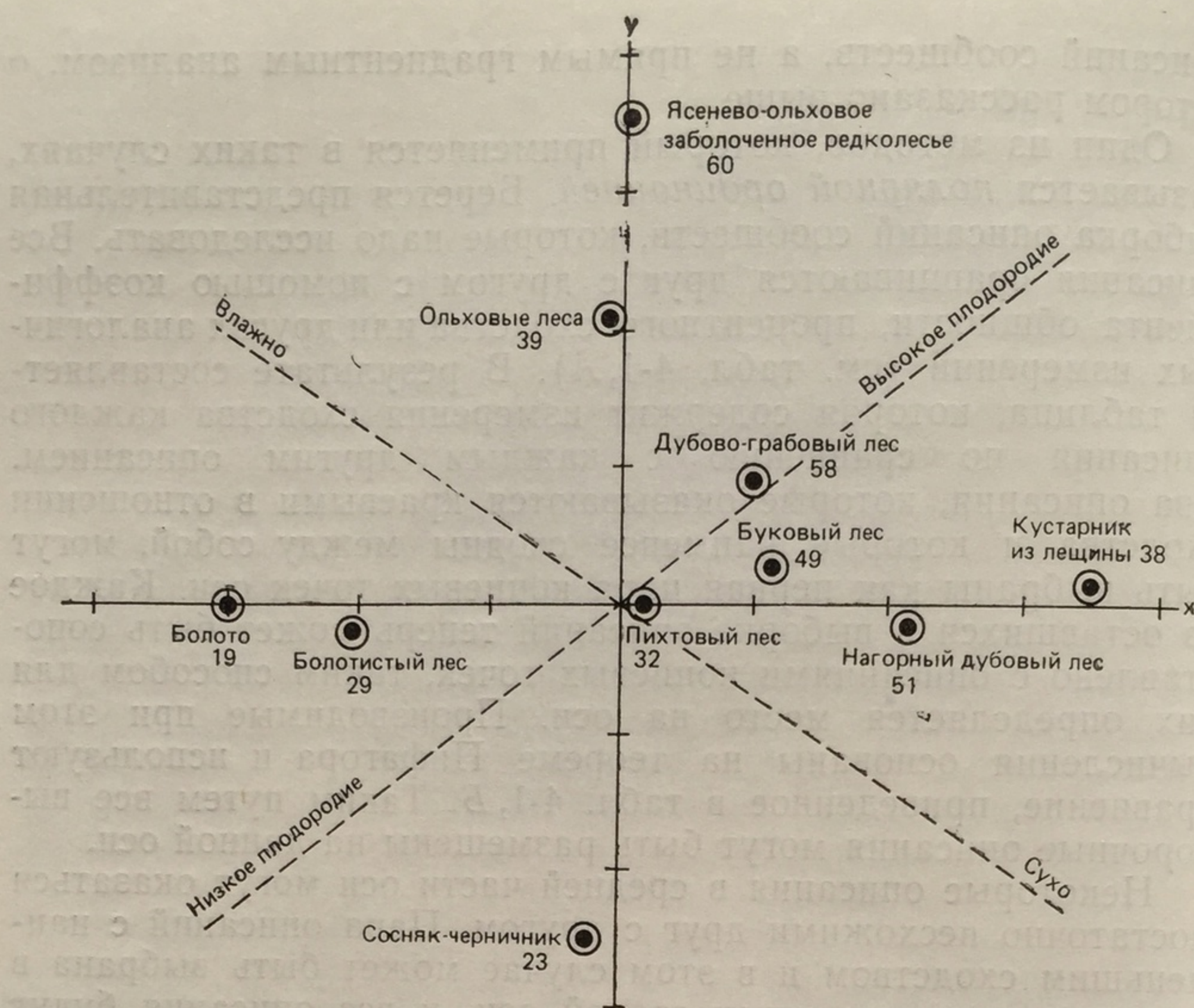


Рис. 4-6. Положение десяти лесных сообществ Польши в двух осях полярной ординации. Каждое описание представляет собой среднее из нескольких полевых описаний, характеризующих тип сообщества (данные I. Frydman, «Ecology», 49, 1968, p. 896). Болото и заросли лещины — концевые точки оси x , сосняк-черничник и ясенево-ольховое заболоченное редколесье — концевые точки оси y . Описания размещены в осях, исходя из соотношения коэффициента сходства с концевыми точками-описаниями; оси проградуированы на интервалы, равные каждый 10% коэффициента сходства. Пунктирные линии, наклонные к осям, отражают изменения почвенных характеристик; цифры — это среднее количество видов растений в описании.

плодородия почв. Обычно существует возможность интерпретировать выявленные закономерности в границах известных нам факторов среды. Но иногда устанавливаемые оси отражают влияние таких факторов среды, которые не могли быть обнаружены прежде, чем были распределены и проведены описания. Оси в некоторых случаях оказываются градиентами влияния нарушенности сообществ или градиентами их развития, а не градиентами устойчивых сообществ в их отношении к местообитанию.

Признаки сообществ также формируют подобные градиенты. Видовое разнообразие (число видов в описании) возрастает, как показано, вдоль градиента увеличения плодородия почвы (но оказывается ниже в сухих зарослях лещины). В центре схемы располагаются пихтовые леса, которые приурочены к средним по своим характеристикам местообита-

ниям изученной территории — ни к особенно сырым или сухим, ни к почвам особенно низкого плодородия, ни к почвам, богатым известью. На возвышенных элементах рельефа пихтовые леса образуют наибольшую часть растительного покрова; там, где он не нарушен человеком, это преобладающий тип сообществ данного ландшафта. Можно наблюдать, что на каждом уровне высоты над уровнем моря может преобладать один из типов сообществ (см. рис. 4-4). Так, на высоте 2500 м господствуют сосновые леса, хотя в более влажных местообитаниях встречаются пихтовые леса, а в более сухих — сосново-дубовые леса. Считается, что ненарушенные сообщества, доминирующие в растительности данной территории или в высотном поясе, наиболее полно отражают особенности климата этой местности. Из этого следует, что устанавливать зависимость растительности от климата надо на основании отношения к климатическим градиентам тех типов сообществ, которые занимают обширную площадь или преобладают в растительном покрове.

Аналогично тому, как создается схема размещения описаний растительности, можно упорядочить и размещение видов. Относительное сходство распределений в пределах выборки описаний можно вычислить для каждого вида в сравнении с каждым другим видом. Полученные значения могут быть использованы для выявления распределения видов в абстрактном пространстве; это распределение подобно, но не тождественно тому, которое получается при ординации описаний, в которых эти виды встречаются. Для ординации видов применяют ту же технику полярной ординации, которая была описана при обсуждении рис. 4-6, с той лишь разницей, что концевыми точками осей здесь оказываются уже не описания, а виды. На рис. 4-7 приведены результаты ординации видов европейских буковых лесов при использовании, однако, не способа полярной ординации, а более формализованного математического метода факторного анализа. Эти результаты подобно тем, какие иллюстрирует рис. 4-6, также могут быть интерпретированы в границах градиентов влажности и плодородия почвы. В кругах заключены группы видов, характеризующихся различными типами отношений к этим двум выбранным градиентам. Виды, объединенные в группе *A*, встречаются в основном в лесах с влажными и богатыми почвами, виды группы *B* — на влажных, но менее богатых почвах, виды группы *C* приурочены к сухим и бедным почвам. Виды группы *D* образуют «компанию», которая широко распространена и встречается во всех типах буковых лесов. Таким образом, в окружностях *A*, *B* и *C* заключены *экологические группы видов*, то есть группы видов со сходными закономерностями распределения по градиентам факторов среды, центры их распределений по этим градиентам

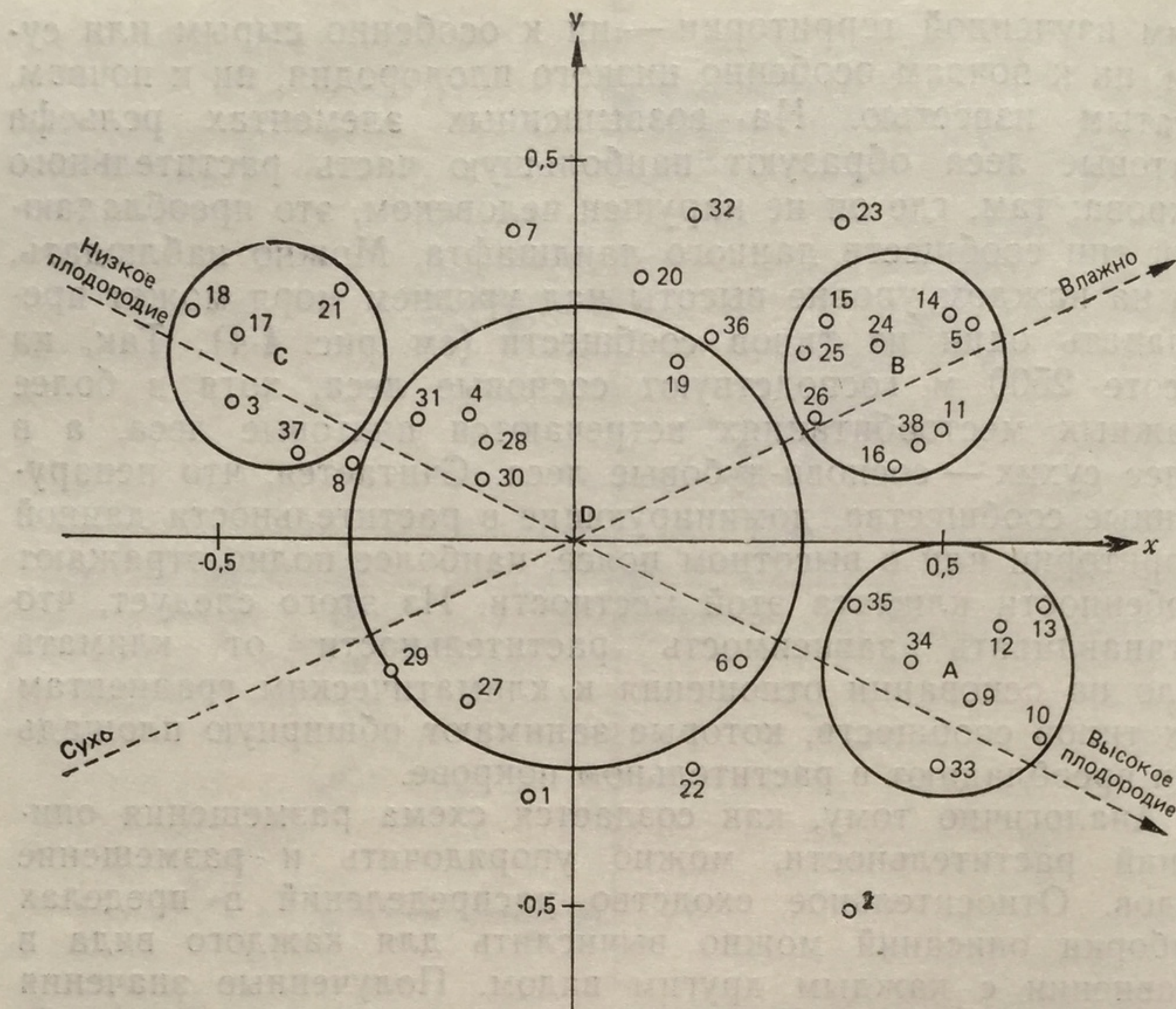


Рис. 4-7. Расположение видов буковых лесов Франции, выявленное при факторном анализе. Виды (обозначены цифрами) распределены в зависимости от двух выбранных факторов; экологически сходные группы видов заключены в круги. Пунктирные линии представляют собой оси градиентов увлажнения и почвенного плодородия, наклонные по отношению к осям выбранных факторов. (Dagnelie. «Bull. Serv. Carte phytogéogr., Paris, B.», 5, 1960, p. 7.)

сближены. В то же время нужно отметить, что выделение таких групп — процедура достаточно произвольная, так как в действительности виды распределены в пространстве ординации в соответствии с принципами видовой индивидуальности.

Более формализованные математические методы, такие, как факторный анализ и метод главных компонент, часто используются для целей ординации. В тех случаях, когда диапазон выборки не особенно широк, они дают вполне приемлемый результат (см. рис. 4-7). Однако при ординации описаний сообществ эти результаты оказываются неудовлетворительными из-за сложности и криволинейности распределений видов, что было показано на рис. 4-2. Когда описания, представляющие широкий диапазон условий среды и сообществ, ординируют с помощью факторного анализа или метода главных компонент, то оси ординации могут оказаться неинтерпретируемыми. Хотя формальные приемы ординации,

более соответствующие фитоценотическим данным, и разработаны, тем не менее во многих случаях хорошие результаты дает применение простых приемов ординации. Изложенные методы: распределение в пределах градиентов среды, ординация на основе количественного сравнения описаний и ординация, основанная на корреляции распределения видов, — обычно дают близкие результаты. Когда эти методы используются для обработки одного и того же набора описаний, они выявляют сходную картину отношений видов и сообществ друг к другу и к условиям среды.

Классификация сообществ

Концепция мозаики растительности, иллюстрируемая рис. 4-4 и 4-6, есть не что иное, как отражение существования комплексного континуума популяций, однако на схемах видно, что континуум разбит на типы. Классификация сообществ часто оказывается необходимой. В то же время нет противоречия между положением о том, что сообщества обычно (но не всегда) переходят одно в другое, и необходимостью их классифицировать для установления между ними связи. Никто еще не утверждал, что нельзя пользоваться названиями оттенков цвета только потому, что они являются субъективно различаемыми частями непрерывного светового спектра. Результаты градиентного анализа имеют, однако, важное значение для решения практических вопросов классификации.

Типы сообществ, которые мы выделяем, — это абстрактные классы, в каждом из которых сгруппировано определенное число сообществ на основе присущих им свойств. Сообщества можно классифицировать по целому ряду признаков: жизненной форме доминанта, видам-доминантам, ярусной структуре, видовому составу и т. д. Мы можем считать типом сообщества класс или абстрактную группу сообществ, которые выделены исходя из любого из признаков, положенных в основу их разграничения. Различные характеристики сообщества, которые используются для классификации, не изменяются параллельно друг другу. Использование разных признаков одних и тех же сообществ приводит к разным классификациям, к выделению различных типов сообществ. В любой классификации границы между типами сообществ более или менее произвольны, поскольку они определяются признаками, взятыми экологами в качестве критерия систематизации, и выбором способа проведения границ между типами. Не существует какого-либо единственно правильного способа разграничения сообществ. Были разработаны несколько отличных друг от друга систем классификации.

1. Физиономический подход классифицирует сообщества на основе их структуры, обычно по доминирующей жизненной форме верхнего яруса или яруса с наибольшим покрытием в сообществе. Большинство таких сообществ, охарактеризованных на основе физиономии (и условий среды), являются *формациями*, или *биомами*. Структурная, или физиономическая, классификация растительности обычно применяется для описания сообществ какого-либо континента либо всего земного шара и широко используется как экологами, так и географами, климатологами и почвоведом.

2. Классификация по доминантным видам — широко распространенный прием. Типы сообществ, выделяемые по доминантным видам, могут быть названы *доминантными типами*, но часто их называют просто «типами». Несмотря на то что классификация по доминантам — это наиболее легкий способ систематизации описаний сообществ, она тем не менее не всегда является лучшей. В тропических дождевых лесах, где совместно произрастают много видов деревьев, нахождение доминантных типов весьма затруднительно. В противоположность этому во многих лесах западной части США доминируют виды деревьев с таким широким географическим распространением, что выделенные на их основе типы оказываются собранием различных сообществ. Большинство сообществ имеют более чем по одному доминанту, и поэтому при классификации приходится субъективно выбирать ту комбинацию обильных видов, на основе которой устанавливается тип. Доминантные типы могут обеспечить вполне приемлемый путь к классификации сообществ, однако в этих целях можно совместно использовать и доминанты и физиономические признаки, рассматривая доминантные типы как подчиненные единицы, выделенные в пределах формаций. Типы сообществ, показанные на рис. 4-4 и 4-6, — это доминантные типы (но те, что изображены на рис. 4-6, это уже ассоциации, которые установлены в соответствии с излагаемым далее пунктом 5).

Некоторые американские авторы, следуя Ф. Е. Клементсу, использовали в качестве единиц растительности доминантные типы очень широкого объема или группы доминантных типов. Так, Е. Люси Браун в своей классификации восточных лесов Северной Америки выделяет несколько типов, или «ассоциаций», определяемых видами или родами деревьев, а именно: дубово-гикориевые, буково-кленовые, кленово-липовые, дубово-каштановые, дубово-сосновые «ассоциации» и богатые смешанные мезофитные леса, в которых доминирует большое число видов деревьев.

3. Типы сообществ могут быть выделены также на основе учета различных ярусов в сообществе. В этом случае типы характеризуются по доминантам каждого, а не только верх-

него яруса. При таком подходе один вид деревьев (ель красная), два вида кустарников (калина ольхолистная и калина горная) и два вида трав (колючий папоротник, кислица) позволяют выделить два типа сообществ: елово-калиново-папоротниковый и елово-калиново-кисличный. Типы, различаемые по доминантам ярусов, называются *социациями*. Леса можно классифицировать также по *типам условий произрастания*, определяемых на основе нижних ярусов. В этом случае в один тип могут входить леса с различными доминантами-деревьями, но имеющие сходный состав нижних ярусов, что указывает на то, что они существуют в сходных условиях среды. При *синузиальном* подходе каждый ярус или группировка растений одной жизненной формы классифицируется отдельно от прочих. Эти три приема классификации развивались в Северной Европе и хорошо применимы к растительности северных регионов, которая отличается бедностью флористического состава и четкой ярусной дифференциацией. Синузиальный подход также использовался для систематизации сообществ эпифитов и водной растительности.

4. Количественный, или числовой, подход к классификации основывается на измерении относительного сходства описаний сообществ для их объединения или на учете сходства распределения видов для их группирования. Измерения могут быть теми же самыми, какие применяются и при ординации. Типы сообществ, установленные при количественной классификации, называются *нодами*. При количественных классификациях пытаются избежать субъективизма, свойственного другим подходам, однако, по существу, они также не лишены произвольности выбора и, в общем, не столь полезны по сравнению с другими подходами.

5. Сообщества можно классифицировать также, базирясь на учете всех входящих в них видов, иными словами, на основе всего флористического состава. Основной единицей таких классификаций является *ассоциация*, но эта единица в корне отлична от американской ассоциации, которую выделяли Клементс и Браун. Флористическое направление развивалось Ж. Браун-Бланке и сравнительно мало использовалось англоязычными экологами, но оно широко распространено на Европейском континенте. Ниже мы опишем этот подход в качестве иллюстрации возможных принципов классификации сообществ.

Флористический подход основан на трех положениях. Во-первых, классификация сообществ должна основываться только на их флористическом составе. Полный видовой состав сообществ лучше отражает их отношение друг к другу и к условиям среды, чем состав доминантов или любые другие характеристики сообщества. Во-вторых, некоторые виды в сообществах более четко отражают эти отношения по срав-

нению с другими видами. На практике при этом подходе используются определенные диагностические виды, особенности распределения которых делают их более выразительными индикаторами специфичных условий среды. В-третьих, диагностические виды используются для организации сообществ в иерархическую соподчиненность, по форме аналогичную той, которая применяется в таксономической классификации отдельных организмов.

Экологи растений используют для реализации флористического подхода определенное количество представительных описаний изучаемой растительности. Описания должны включать полные списки видов с учетом степени их участия в сообществе. Для такого учета применяют пятибалльную шкалу покрытия — обилия. Описания объединяются в первую таблицу сообществ, строки которой соответствуют видам растений, а столбцы — описаниям. Эколог изучает распределение видов по описаниям, обращая особое внимание на те виды, которые не присутствуют постоянно во всех описаниях и в то же время не встречаются слишком редко. Выявляются виды и группы видов, которые могут быть использованы для характеристики различных типов сообществ, представленных в таблице. Таблица далее перестраивается таким образом, чтобы оказались сгруппированными вместе виды со сходным распределением в описаниях и описания с наиболее сходным флористическим составом. Повторные перераспределения описаний могут понадобиться для создания удовлетворительной «дифференциальной таблицы». Табл. 4-2 представляет пример такой таблицы с некоторыми сокращениями.

В этой таблице группы описаний характеризуются наборами диагностических видов, которые помещены в прямоугольники. Диагностические виды позволяют различать типы сообществ по их присутствию в одном типе сообществ и отсутствию в других. Используются два типа диагностических видов. *Характерные виды* сосредоточены в особом типе сообществ; они присутствуют в описаниях одного типа сообществ, но отсутствуют или имеют меньшую значимость в описаниях всех других типов сообществ. *Дифференциальные виды* присутствуют в описаниях одного типа сообществ, но отсутствуют в большинстве или во всех описаниях, относящихся к другому типу сообществ, когда сравниваются только эти два типа сообществ. Дифференциальные виды могут не быть сосредоточены в первом из этих типов; при этом не имеет значения, как они распределены: вне границы или при переходе между двумя сравниваемыми типами. Характерные виды характеризуют типы сообществ центрами своих распределений, дифференциальные — границами своего распространения. Рис. 4-8 служит иллюстрацией того, как эти группы видов связаны с типами сообществ по градиенту условий среды.

Дифференциал
таким образом
группы
числа обозначают

Номер

Группы

Виды
A: Abies
Pinus
Picea
Vaccin
Vaccin

B: Lycop
Circae
Pyrola
Pyrola

C: Lycop
num
Ptilium
sis
Dicran
Entodo

D: Pyrola
Melam
tum
Callun
Cladon
Cladon

E: Quercus
Betula
Thymus
Lycopus

Число видов

Данные из J. F. G.

Таблица 4-2

Дифференциальная таблица сообществ. Описания расположены таким образом, чтобы можно было выделить диагностические группы видов польских пихтовых и сосновых лесов. Числа обозначают покрытие — обилие; знак + означает присутствие вида при очень низком покрытии¹.

	Пихтарники	Сосняки-черничники											
		влажные						сухие					
Номер описания		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Группы	Виды												
A:	<i>Abies alba</i>	4	2	2	2	+	+	+	+	+	+		+
	<i>Pinus silvestris</i>	+	+	+	+	4	3	2	4	4	1	2	3
	<i>Picea excelsa</i>	+	+	2	+		2	+	+	+	+		+
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	2	+	+	5	4	2	+	1	+	+	2
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+		+	+	+	+		+	1	3	3	2
B:	<i>Lycopodium selago</i>	+		+	+								
	<i>Circaea alpina</i>	+	+		+								
	<i>Pyrola secunda</i>		1	+	+								
	<i>Pyrola minor</i>		+	+	+	+							
C:	<i>Lycopodium annotinum</i>	+		+	+	+		+	+	+			+
	<i>Ptilium crista-castrensis</i>	2		4	+	2	+	3	3				
	<i>Dicranum undulatum</i>	4	+	2	2	+	+	+	+				+
	<i>Entodon schreberi</i>			+		5	1	5	2		+		
D:	<i>Pyrola chlorantha</i>					+			+	+	+		
	<i>Melampyrum vulgatum</i>					1	+	1	2				
	<i>Calluna vulgaris</i>						+	+		2	+	+	
	<i>Cladonia silvatica</i>					2	+			3	+	3	+
	<i>Cladonia rangifera</i>					1			1	2	+	4	+
E:	<i>Quercus sessilis</i>					+				+			
	<i>Betula verrucosa</i>										+	+	+
	<i>Thymus ovatus</i>								+		+	2	+
	<i>Lycopodium clavatum</i>										+	+	1
Число видов		35	37	38	37	20	17	24	25	39	41	32	34

¹ Данные из J. F r y d m a n, 1968 (переработаны и сокращены).

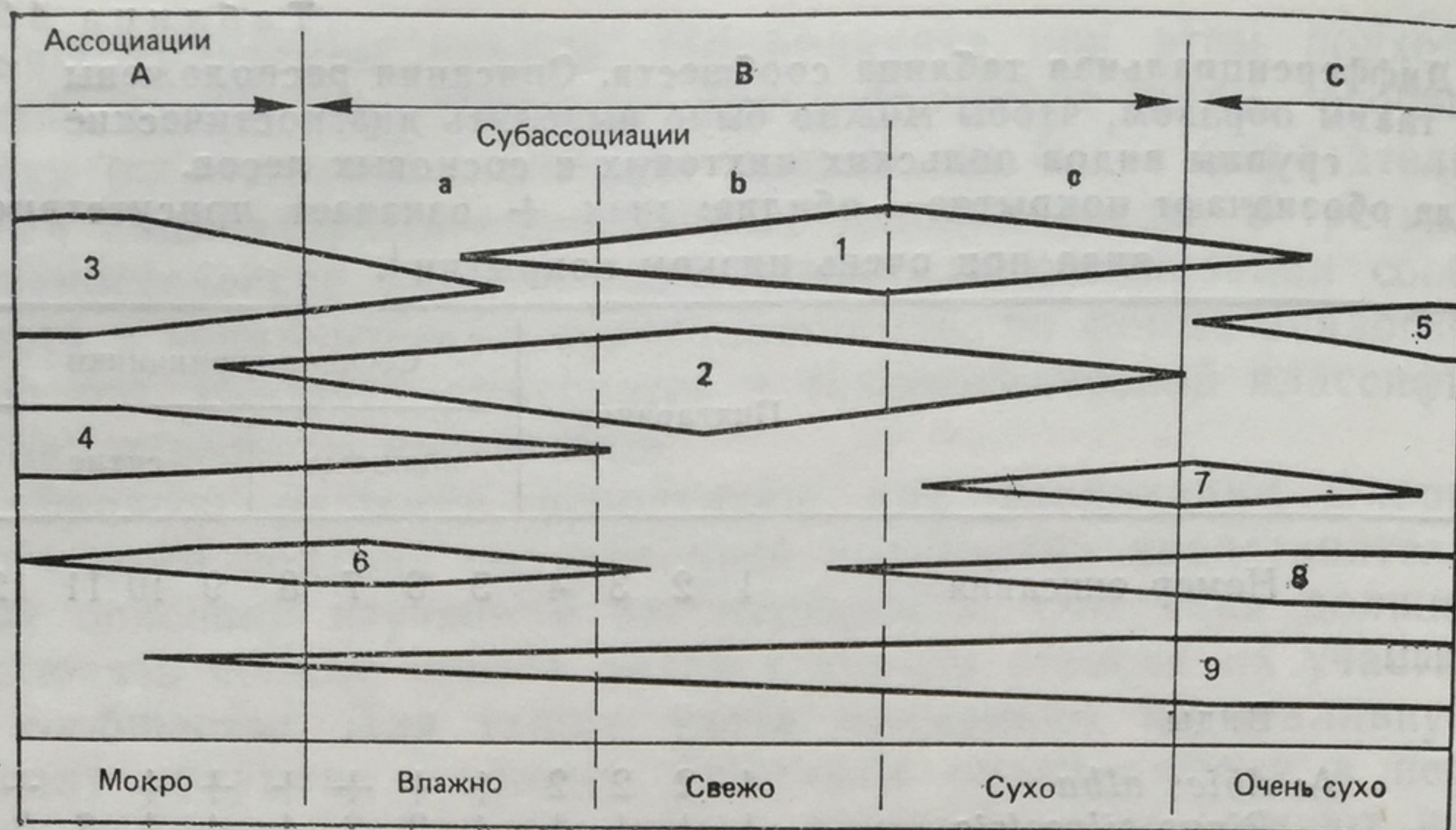


Рис. 4-8. Распределение диагностических видов по градиенту увлажнения. Виды 1 и 2 — характерные виды ассоциации B; их популяции сосредоточены (полностью или большей частью) в этой ассоциации. Виды 3 и 4 — характерные виды ассоциации A, а вид 5 — ассоциации C. Виды 4 и 6 — дифференциальные виды для субассоциации a в ассоциации B, и виды 7 и 8 — дифференциальные для субассоциации c. Во всех случаях присутствие дифференциальных видов указывает на более влажную или сухую субассоциацию по отношению к средней (или типичной) субассоциации b. Вид 9 имеет более широкое распространение, чем другие виды, и может быть характерным видом для более высоких классификационных единиц (например, таких, как союз), объединяющих ассоциации B и C с другими ассоциациями. (Westhoff, van der Maarel. «Handbook of Vegetation Science», 5, 1973, p. 617.)

Три типа сообществ могут быть выделены на основании диагностических групп видов, показанных в табл. 4-2, но эта таблица еще ничего не говорит нам о том, являются ли эти диагностические виды характерными или дифференциальными. Чтобы определить это, надо знать, как они распределены в границах растительных сообществ широкого диапазона. В случае табл. 4-2 такие знания указывают на то, что виды в группах B и D включают характерные виды двух ассоциаций, ординированных на рис. 4-6. Виды группы B — характерные виды для ассоциации пихтовых лесов, а первые два вида группы D — это характерные виды сосняков-черничников. Последние три вида группы D имеют более широкое распространение, и в данной таблице они играют роль дифференциальных видов, которые помогают различить эти две ассоциации. Виды группы C входят в состав пихтовых лесов и сосняков-черничников влажных местообитаний, в то время как виды группы E отграничивают сухие сосняки-черничники или встречаются и в них и в сухих дубовых лесах. Таким образом, группы C и E являются дифференциальными

и отмежевывают сухие и влажные субассоциации или варианты ассоциации сосняков-черничников. Виды группы А представляют собой деревья-доминанты и кустарники: *Abies* — пихта, *Pinus* — сосна, *Picea* — ель, *Vaccinium* — черника. Эти доминанты не помогают своим присутствием и отсутствием различать три типа сообществ, но в отдельных типах они имеют различное покрытие.

Характерные виды используются для выделения основных единиц флористической классификации — ассоциаций. Прочие виды учитываются при различении характерных комбинаций видов для ассоциации, но только характерным видам придается значение формально определяющих ассоциацию. В идеале ассоциация — это низшая единица, которая может быть охарактеризована одним или несколькими характерными видами. Дифференциальные виды используются для отграничения субассоциаций и других единиц, имеющих ранг ниже ассоциации. При составлении иерархии ассоциации группируются в единицы более высокого ранга, также обособляемые на основе характерных видов. Виды, распределение которых слишком широко, чтобы можно было применить их в качестве характерных видов для различения ассоциаций, используются в целях выделения высших единиц. Первые пять видов в табл. 4-2 как раз могут быть использованы в качестве характерных видов для высших единиц, которые включают ассоциации как пихтовых лесов, так и сосняков-черничников. Единицами возрастающей иерархии, выделяемыми на основе характерных видов со все более широким распределением, являются: ассоциация, союз, порядок, класс и дивизион. Формализованная система наименований этих единиц строится с использованием стандартных суффиксов, которые добавляются к наименованиям одного или двух диагностических видов, как это показано в табл. 4-3. Таблица включает формализованную иерархию десяти ассоциаций, ординация которых приведена на рис. 4-6.

Двенадцать описаний табл. 4-2 при их ординации на осях рис. 4-6 располагаются по градиенту увлажнения почвы (и ее плодородия). Описания влажного сосняка-черничника занимают промежуточное положение между условиями, указанными для пихтовых лесов и сухих сосняков-черничников. Типы сообществ и их диагностические группы видов, таким образом, оказываются диагностическими как для почвенных условий, так и для сообществ. Использование видов в качестве индикаторов условий среды является одной из наиболее важных черт флористического направления классификации. Карта растительности района, на которую нанесены ассоциации или единицы более низкого ранга, может дать представление о плодородии почв, об условиях увлажнения и о других характеристиках местообитания. Такие карты могут ока-

Формальная классификация ассоциаций. Классификация
по Браун-Бланке для одного лесного района юго-восточной части
провинции Люблин, Польша¹

- Класс Охусоссо-Sphagnetea
Порядок Ericeto-Ledetalia
Союз Охусоссо-Ericion
1. Ассоциация *Sphagnetum medii*, верховое болото
- Класс Vaccinio-Piceetea
Порядок Vaccinio-Piceetalia
Союз Vaccinio-Piceion
2. Ассоциация *Pineto-Vaccinietum uliginosi*, болотный сосняк
3. Ассоциация *Pineto-Vaccinietum myrtilli*, сосняк-черничник
4. Ассоциация *Abietum polonicum*, польский пихтарник
- Класс Alnetea glutinosae
Порядок Alnetalia glutinosae
Союз Alnion glutinosae
5. Ассоциация *Cariceto elongatae-Alnetum*, сырой ольшаник
- Класс Querceto-Fagetea
Порядок Fagetalia silvatica
Союз Alno-Padion
6. Ассоциация *Circaeo-Alnetum*, ясенево-ольховое мелколесье
Союз Carpinion
7. Ассоциация *Querceto-Carpinetum medioeuropaeum*, дубово-грабовый лес
Союз Fagion
8. Ассоциация *Fagetum carpaticum*, карпатский буковый лес
Порядок Quercetalia pubescentis
Союз Quercion pubescentis-sessiliflorae
9. Ассоциация *Querceto-Potentilletum albae*, нагорный дубовый лес
10. Ассоциация *Coryleto-Peucedanetum cervariae*, кустарник из лещины

¹ J. Frydman, R. H. Whittaker, «Ecology», 49, 1968, p. 896-908.

заться полезными при планировании мероприятий по рациональному использованию земель.

Так флористический подход реализует некоторые из его основных целей. Детальное ознакомление с местной растительностью воплощается в формальной классификации. Распределение видов и видовой состав сообществ совместно определяют единицы классификации и отражают их отношение к условиям среды. Данные, характеризующие условия местообитания, видовые популяции и сообщества, служат основой классификации подобно тому, как аналогичные сведения оказываются необходимыми при градиентном анализе. Однако способы использования этой информации различны: при классификации они основываются на единицах сообществ, а при ординации — на градиентах. Оба рисунка, 4-4

и 4-6, заключают в себе одновременно и ординацию и классификацию. Можно, например, провести градиентный анализ и затем использовать его результаты для классификации, как в случае, показанном на рис. 4-4, или, наоборот, осуществить классификацию растительности и затем ординировать выделенные единицы для выяснения их отношения к условиям среды, как это сделано на рис. 4-6. Градиентный анализ и классификация ни в коей мере не представляют собой антагонистические подходы к изучению растительности, напротив, они хорошо дополняют друг друга.

В табл. 4-3 отражена другая важная цель флористического направления Браун-Бланке: скоординировать работы многих экологов в общую стандартную схему классификации растительности. Поскольку этой классификацией пользуются многие экологи, результаты изучения растительности отдельными исследователями можно эффективно увязать одни с другими: когда описываются новые типы сообществ, они могут быть включены в уже существующую классификацию на основе сравнения их флористического состава с уже известными типами сообществ. Флористическое направление сделало возможным составление иерархической классификации растительного покрова Европы; несколько единиц растительности лесов из этой классификации мы показали в табл. 4-3.

Очевидно, что такая классификация является всего лишь результатом творчества человека. Отношения иерархичности не заложены в самой природе, они определены выбором экологами подходов к классификации и путей их использования. Поскольку природе свойственна индивидуальность видов и континуум растительности, подобный способ группирования видов и выделения типов сообществ должен быть оценен как более или менее произвольный. Классификация сообществ оправдывается не теоретическими предпосылками, а ее полезностью.

Последний вопрос, который нам предстоит обсудить, — это связь животных с классификацией сообществ, основанной на признаках, свойственных растениям. Вполне возможно выяснить закономерности распределения животных по единицам любой из классификаций, которые описаны выше. Все они фактически применимы и к сообществам животных. Однако поскольку индивидуалистический принцип распределения в равной мере свойствен и растениям и животным, не следует ждать однозначного соответствия систем сообществ животных и любой из классификаций растительности. Многие виды животных имеют значительно более широкие распределения, чем ассоциации, выделяемые при флористическом подходе. Это особенно справедливо по отношению к позвоночным животным, распределение которых не зависит

от распределения отдельных видов растений. Многие исследователи пришли к выводу, что сообщества животных шире, чем ассоциации и доминантные типы, и что их границы лучше определяются структурой растительности, чем видами растений. В соответствии с этим многие экологи животных предпочитают физиономический подход к классификации, который будет описан ниже.

Типы биомов

Главный тип сообщества любого континента, выделяемый по физиономическим признакам, — это есть *биом*, или *формация*. (Термин *формация* используется в тех случаях, когда речь идет только о растительных сообществах, а биом подразумевает участие и растений и животных.) Так, биомом являются широколиственные листопадные леса умеренной зоны в восточной части Соединенных Штатов. Прерии и прочие злаковники в условиях умеренно сухого климата Среднего Запада и Запада США — это тоже биом. Биом — это группа наземных экосистем данного континента, которые имеют сходную структуру или физиономию растительности и общий характер условий среды, что находит отражение в этой структуре и в характеристиках их животного населения.

Сходные листопадные леса умеренного континентального климата распространены в Северной Америке, Европе и Восточной Азии. Злаковники умеренной зоны встречаются в условиях сходного климата в Северной Америке, Евразии и в Южном полушарии. Еще более широкие по объему группы конвергентных биомов, или формаций, различных континентов называются *типами биомов*, или *типами формаций*. Эти широкие категории так немногочисленны, что вполне могут быть описаны в этой книге. Концепция биомов и типов биомов обоснована для наземных сообществ. Ее можно распространить и на водные сообщества, но это представляется менее естественным, так как водные сообщества иначе переходят одно в другое и характеризуются менее четкими зависимостями структуры от климата.

В принципе формации и биомы, типы формаций и типы биомов должны выделяться на основе физиономических признаков, однако на практике они выявляются при совокупном учете признаков физиономии и условий среды. Существует шесть основных наземных физиономических типов: леса, злаковники, редколесья (невысокие деревья, обычно образующие несомкнутый покров с хорошо развитым нижним ярусом), кустарники (преобладают кустарники с покрытием, при учете также прочих растений, не свыше 50%), полупустынные кустарники (семиаридные сообщества с кустар-

никами¹ и прочими растениями с несомкнутым покровом) и пустыни (покрытие растений очень низкое, обычно не выше 10%). Эти типы имеют различные переходы друг с другом и с некоторыми другими типами. Каждый из шести типов распространен в таком широком диапазоне условий среды, что в пределах каждого можно выделить более чем один тип биомов на основе крупных различий климата. Так, альпийские луга, злаковники умеренной зоны и тропическая саванна — это различные типы биомов, хотя в каждом из них доминируют злаки или злаковидные растения; дождевые леса — это биом, который также отличается от всех прочих лесов. С другой стороны, в некоторых сообществах, особенно в тундрах, доминирует не одна, а несколько жизненных форм; значимость этих форм в зависимости от условий среды меняется, и таким образом на данной территории возникает мозаика физиономически различных сообществ. Тундровый тип биома выделяется по условиям среды и включает ряд физиономических типов.

Формации и биомы в идеале должны были бы быть очень сходными между собой единицами, поскольку те и другие систематизируются одновременно и по физиономии и по условиям среды. Однако выделение биомов по позвоночным животным приводит к обособлению небольшого числа очень широких по объему биомов, различие же биомов по структуре растительности ведет к сужению объема этих единиц и выделению их в значительно большем количестве. Здесь предпринята попытка согласовать эти единицы, придавая каждому типу и определяющие его признаки, и диапазон изменений структуры. Таким образом, некоторые типы биомов включают сообщества, относимые в других классификациях к различным формациям и типам формаций. С другой стороны, нами выделено большее число типов биомов, чем имеется в некоторых других классификациях. Описание типов биомов мы ограничились лишь наиболее распространенными сообществами, охарактеризовав их весьма кратко. Более полные сведения могут быть почерпнуты из книг по ботанической географии.

1. Тропические дождевые леса встречаются во влажных тропиках с обильными осадками, равномерно выпадающими на протяжении всего года. Распространены в Южной и Центральной Америке, в Африке; обширная полоса дождевых лесов простирается от Юго-Восточной Азии через Индонезию в направлении к Северо-Восточной Австралии. Деревья обычно высокие, многие с контрфорсами при основании; число видов велико; многие виды деревьев похожи друг на друга внешне и характеризуются гладкой корой и очень

¹ Большею частью это не кустарники, а полукустарники. — *Прим. ред.*

сходными овальными, средними по размеру вечнозелеными листьями. Иногда встречаются древовидные папоротники; крупные деревянистые лианы простираются от почвы до верхней границы лесного полога, украшенного орхидными и другими эпифитными растениями. Большинство видов таких лесов сконцентрировано в верхнем древесном ярусе в противоположность лесам умеренной зоны, в которых подавляющее число видов обычно приурочены к нижним ярусам. Нижние ярусы спелых дождевых лесов ничем не напоминают джунгли, они достаточно редкие и довольно легко проходимы. Наибольшая высота деревьев тропических дождевых лесов близка к высоте деревьев многих лесов умеренной зоны и тропических лесов и составляет 30—40 м, хотя климатические сообщества таких лесов могут быть и большей и меньшей высоты. Беспозвоночные животные в таких лесах исключительно многообразны и широко различаются по окраске, размерам и по особым адаптациям для защиты от врагов (постройка убежищ, мимикрия). Позвоночные также представлены богато, хотя их разнообразие уступает таковому в лесах умеренной зоны. Большая часть млекопитающих и рептилий в тропических дождевых лесах ведет образ жизни, связанный с деревьями, что отличает их от обитателей лесов умеренного климата.

2. Тропические сезонные леса включают муссонные леса и ряд других сообществ с полувечнозелеными или в значительной части либо полностью листопадными растениями. Это леса гумидного тропического климата с резко выраженным сухим сезоном, во время которого часть, или многие, или даже все деревья теряют свою листву. По мере увеличения сухости климата высота древесного яруса и его покрытие проявляют тенденцию к уменьшению: леса постепенно переходят в редколесья. В некоторых районах в направлении возрастания сухости климата отмечается параллелизм в изменении сезонных условий с увеличением доли листопадных видов деревьев. Тропические сезонные леса занимают обширные площади в Индии и Юго-Восточной Азии, они встречаются также в Западной Африке, Южной и Центральной Америке, в Вест-Индии и Северной Австралии.

3. Дождевые леса умеренной зоны распространены вдоль Тихоокеанского побережья Северной Америки, от пояса смешанных хвойных дождевых лесов полуострова Олимпик, штат Вашингтон, до прибрежных секвойевых лесов Калифорнии и Орегона. Климат прохладный и приморский с обильными зимними дождями и со значительной облачностью и туманами. Прибрежные секвойевые леса являются «дождевыми» (подразумеваемая осадки в виде дождя в течение всего года) только из-за туманов, которые увлажняют их листву в течение лета. Леса побережий Тихого океана (наряду

с распространенными в умеренном климате Австралии дождевыми лесами из *Eucalyptus regnans*) — наиболее высокие на земном шаре, их высота в некоторых насаждениях составляет от 60 до 90 м, а высота отдельных деревьев превышает 100 м. Эти леса представляют собой особое образование, отличное от большинства лесов Земли. Низкое видовое разнообразие дождевых прибрежных лесов контрастирует с богатой видовой насыщенностью дождевых тропических лесов. Дождевые леса умеренной зоны образуют ряд от гигантских лесов до низкорослых прибрежных лесов из ситхинской ели Аляски, через леса из южного бука (*Nothofagus*) и хвойные леса Южного полушария в Новой Зеландии и Чили к горным лесам и моховым лесам в тропических горах с доминированием в их составе низкорослых широколистных вечнозеленых деревьев. Весьма характерны для нижних ярусов тропических горных лесов различные виды бамбука, в некоторых местах они являются доминантами особого пояса горной растительности.

4. Листопадные леса умеренной зоны распространены в условиях умеренно влажного континентального климата с летними дождями и суровыми зимами. Широколистные листопадные деревья: дуб, бук, клен, ясень, липа и т. д. — доминируют в этих лесах, достигая при хорошем развитии высоты деревьев тропического дождевого леса. Американские листопадные леса включают богатые видами смешанные мезофитные леса южной части Аппалачских гор, буково-кленовые и кленово-липовые леса на севере области распространения биома и ряд дубово-гикориевых, дубовых, дубово-сосновых и дубово-каштановых лесов в ее западной, южной и восточной частях. Листопадные леса Восточной Азии также богаты видами и разнообразны, в то же время в Западной Европе этот биом отличается бедностью видового состава деревьев, что объясняется исчезновением многих видов в период оледенения. Млекопитающие в основном обитают на почве. В США к наиболее характерным представителям крупных млекопитающих принадлежат белохвостый олень и черный медведь. Виреон красноглазый, птица-печник и воротничковый рябчик — характерные виды птиц этого биома. Листопадные леса умеренной зоны встречаются также небольшими участками на Центральноамериканском нагорье и в Южном Чили.

5. Вечнозеленые леса умеренной зоны распространены в разных климатах и характеризуются различной структурой. Леса менее гумидных приморских (летнесухих) климатов Калифорнии и Средиземноморья, а также распространенные в Южной Австралии характеризуются доминированием деревьев со склерофильным типом листы (жесткие вечнозеленые относительно небольшие широкие листья). Обширные

хвойные вечнозеленые леса распространены в районах континентального климата на западе Соединенных Штатов и включают леса из дугласии и пихты одноцветной — в более увлажненных районах, различные хвойные леса — на более сухих местообитаниях, а также смешанные леса из секвойи, сосны, пихты, кедра калифорнийского — в горах Сьерра-Невада. Многие хвойные леса по сравнению с листопадными лесами имеют малосомкнутый покров крон, что особенно характерно для некоторых сосновых лесов. Вечнозеленые леса распространены также в Восточной Азии, в тех районах Западной Европы и на востоке США, где почвенные условия и пожары или оба фактора совместно дают преимущество в росте сосне по сравнению с широколиственными породами. В вечнозеленых умеренных лесах Чили и Новой Зеландии доминируют хвойные Южного полушария и южные буки, а в Австралии — виды *Eucalyptus*.

6. Тайга, или субарктические — субальпийские хвойные леса, обычно резко отграничиваются от вечнозеленых лесов умеренной зоны как самостоятельный тип биома холодного края климатического диапазона лесов. Вечнозеленые ели, пихты и сосны являются доминантами в большинстве лесов этого биома, хотя в ряде случаев может господствовать и листопадная лиственница. Во многих лесах доминируют виды елей и пихт. Поскольку количество видов деревьев ограничено, такие леса производят впечатление монотонных, однако различия в составе нижних ярусов отражают различия в условиях среды. В аридных горах открытые сосновые редколесья встречаются в субальпийском поясе, в гумидных субарктических районах широкое распространение могут иметь сфагновые болота. На Крайнем Севере тайга по мере продвижения на север становится все более разреженной, переходя в редколесье из низкорослых отдельных деревьев с тундроподобными нижними ярусами. Высоко в горах тайга либо разреживается, переходя в редколесья, либо превращается у верхней границы леса в изуродованные ветром кустарниковые сообщества (криволесья) с преобладанием в их составе таежных видов деревьев. В Соединенной Америке для этого биома характерны лось, россомаха, рысь, зайцы, красногрудый поползень, юнко зимний и виды славков. Тайга опоясывает земной шар в северных частях Евразии и Северной Америки, а в более южных широтах переходит на высокие уровни горных массивов.

7. Карликовые леса распространены в субальпийском поясе тропических гор, в холодном, не имеющем сезонов климате с довольно постоянными дождями, туманами и ветрами. В карликовых лесах доминируют крупные кустарники или небольшие деревья, которые образуют густые заросли с искривленными ветвями и низким пологом из широких вечно-

нозеленых листьев. Лишайники и мхи покрывают толстым слоем ветви и свешиваются с них, как мохнатая драпировка, делающая эти сообщества непроницаемыми для взора и фактически непроходимыми. Карликовые леса — это дождевые леса в миниатюре, сообщества дождевых кустарников. Своим обликом они создают яркое впечатление пышности, сочетающейся с карликовостью роста. Карликовые леса распространены выше пояса умеренных дождевых лесов или моховых лесов в горах Африки, Южной Америки и Новой Гвинеи.

8. Тропические широколиственные леса из невысоких деревьев сменяют в некоторых районах тропические сезонные леса при увеличении сухости климата (или при ухудшении свойств почв). Обширные площади центральной Бразилии, называемые *церрадо*, заняты самыми разными сообществами, начиная от редколесий высотой от 4 до 7 м, а иногда и выше, и кончая зарослями кустарников высотой менее чем 3 м. Такие сообщества могут быть сомкнутыми (хотя и с негустым пологом) или представлены несомкнутыми кустарниками, иногда с единичными деревьями. В большинстве своем эти деревья и кустарники имеют крупные жесткие полувечнозеленые листья, причудливо изогнутые ветви и толстую, устойчивую к огню кору. Довольно часто попадаются пальмы и деревья из бобовых с мелкими листочками, однако колючие растения и суккуленты почти полностью отсутствуют. Церрадо занимает промежуточное положение между сезонными лесами и колючими редколесьями и развивается на глубоких кислых песчаных почвах. Физиономические особенности этих сообществ отражают по преимуществу влияние относительной бедности почв. Вечнозеленые и полувечнозеленые редколесья и густые заросли кустарников распространены также на севере Южной Америки и в Вест-Индии. Кроме того, редколесья занимают большие площади во внутренних областях Южной Африки (миомбо), встречаются в Бирме и, вероятно, еще в некоторых других районах Юго-Восточной Азии.

9. Колючие редколесья занимают более сухие районы тропического климата в отличие от сезонных лесов (и широколиственных редколесий). Широко распространены доминантами в этих сообществах являются колючие представители рода *Acacia* и других родов бобовых. Большинство этих растений имеют небольшие листочки, опадающие в сухой период года. Встречаются также суккуленты, роль которых увеличивается в более аридных условиях. В эту группу включены сообщества достаточно широкого спектра: от колючих редколесий, приближающихся по высоте и структуре к лесам, через более типичные редколесья из невысоких деревьев до колючих густых зарослей, или скрабов, состоящих из крупных кустарников. По мере аридизации климата

высота растений постепенно убывает и формируется типичная полупустынная растительность. Колючие редколесья широко распространены в Южной Америке, как, например, бразильская каатинга и другие подобные типы. Они встречаются также на известняках в Вест-Индии и Центральной Америке, в Бирме и некоторых районах Индии и Таиланда, а также в Африке и на Мадагаскаре.

10. Редколесья умеренной зоны — это сообщества невысоких деревьев, полог которых либо может почти смыкаться, либо быть разомкнутым настолько, что образуются редколесья из отдельно стоящих деревьев, перемежаемые безлесными злаковниками. Доминирующими деревьями могут быть любые представители трех жизненных форм — из хвойных, склерофильных или широколиственных листопадных деревьев — либо их сочетания. Низкорослое хвойное редколесье (с доминированием сосны съедобной или можжевельника) — один из самых распространенных типов сообществ на западе Соединенных Штатов, хорошо отличимых от прочих типов. Дубовые мелколесья встречаются в Грейт-Велли в Калифорнии и вблизи Кросс-Тимберса (Техас), а вечнозеленые дубовые и дубово-сосновые мелколесья широко представлены в юго-западных штатах США и в Мексике. Сходные по структуре сообщества распространены вокруг Средиземного моря и на континентах Южного полушария. Редколесья наиболее характерны для климата, который слишком сух для развития настоящих лесов. При нарастании аридности климата такие редколесья переходят в злаковники, заросли кустарников и полупустыни.

11. Кустарники умеренной зоны включают склерофильные заросли кустарников, формирующиеся в условиях климата средиземноморского типа: умеренно сухого, умеренно теплого морского с небольшим количеством или при полном отсутствии дождей в летнее время. Склерофильные листья преобладают. По размеру и покрытию кустарники изменяются от древоподобных с сомкнутым пологом высотой от 2 до 5 м до низких (менее 1 м) и очень разреженных в зависимости от степени увлажнения и других факторов. Средиземноморский маквис и калифорнийский чапарраль являются наиболее известными представителями таких сообществ; эквивалентные биомы встречаются в Южной Африке в виде капландского скраба, или финбоса, а также в Чили и в Западной и Южной Австралии. Доминантные виды подвержены влиянию частых пожаров, уничтожающих их надземные побеги. Отрастание происходит от сохранившихся в живых подземных органов. Прочие кустарники умеренной зоны часто рассматриваются как самостоятельные формации, среди них: чапарралевидные листопадные кустарники некоторых внутриматериковых горных районов, заросли ароматических

кустарников в условиях сухого средиземноморского климата (гаррига), мягколистный чапарраль, верещатники большей части районов холодного приморского климата и некоторые кустарники Южного полушария.

12. Саванны — это тропические злаковники с участием или без участия разреженного яруса деревьев или кустарников. Саванны наиболее распространены в Африке, где с ними связана богатейшая в мире фауна диких пастбищных животных. Подобные, но менее обширные и менее богатые сообщества встречаются также в Австралии, Южной Америке и Южной Азии. Некоторые африканские и австралийские саванны распространены в климатических условиях, которые слишком сухи для леса. Однако вероятно, что появление саванн в районах с менее сухим климатом, и прежде всего в Южной Америке, в большей степени, чем климат, обуславливают почвенные условия, пожары или совокупные действия обоих факторов. И саванны, и злаковники умеренной зоны подвержены пожарам, которые влияют на их структуру и на их распространение в климатических условиях, которые в отсутствие воздействия огня были бы заняты лесами.

13. Злаковники умеренной зоны широко распространены в умеренно сухих районах континентального климата Северной Америки и Евразии (степи). Основные варианты злаковников Северной Америки — это высокостебельные и смешанные прерии и низкостебельная прерия равнин Среднего Запада, дерновинно-злаковые прерии штата Вашингтон, калифорнийские злаковники и пустынные злаковники Юго-Запада. Многие из перечисленных вариантов злаковников включают также и рассеянные розеточные кустарники или небольшие деревья; многие из них зарастают древесными растениями вследствие чрезмерного выпаса здесь скота. Злаковники этого типа распространены также в Африке (вельды) и в Южной Америке (пампасы); травяные редколесья с эвкалиптами встречаются в близких по характеру климатах Австралии. Несмотря на простую структуру с единственным основным ярусом, видовое разнообразие злаковников может быть гораздо выше, чем у многих лесных сообществ. Количество птиц в злаковниках значительно меньше, чем в лесах, из-за наличия здесь всего одного основного яруса; типичные птицы североамериканских злаковников — луговой восточноамериканский трупиял, американская овсянка и жаворонковый воробей. Саранчовые наиболее обильны поздним летом. Фауна млекопитающих состоит из мелких землероев и крупных травоядных. Экологическими эквивалентами на разных континентах являются: бизон и вилорогая антилопа в Северной Америке, лошадь Пржевальского, кулан и сайгак в Евразии, кенгуру в Австралии, зебры, антилопы и прочие травоядные богатых теплых умеренных злаковников в Африке.

14. **Альпийские кустарники** — это часть горных территорий выше верхней границы лесного пояса (выше климатического предела для нормального роста деревьев), которая обозначается как «альпийская». Хотя для альпийского пояса в общем-то типичны луга, здесь встречаются также и сообщества кустарников. Во влажных горных климатах Южной Америки выше границы карликовых лесов, на парамо, распространены характерные сообщества розеточных и низких кустарников и туссоковых злаков. Часть парамо занята альпийскими лугами, однако на преобладающей территории доминантами таких сообществ оказываются не злаки, а розеточные кустарники; в некоторых случаях они древовидны (3—5 м высотой) и формируют особый вариант низкорослых альпийских редколесий. Высота кустарников падает по мере уменьшения увлажнения и высоты над уровнем моря, но в некоторых районах парамо поднимается вплоть до границы снегов. Физиономически очень сходные сообщества встречаются и в альпийском поясе гор Африки. Некоторые из розеточных кустарников Африки — это сложноцветные из рода *Senecio*; они совершенно отличны от похожих на астры видов этого рода, но с желтыми соцветиями, которые встречаются в умеренной полосе Северного полушария. Прочие розеточные кустарники парамо относятся к другим сложноцветным или к другим семействам. Эти кустарники, таким образом, представляют собой замечательный пример эволюционной дивергенции (в пределах рода *Senecio*) и конвергенции (когда сходная жизненная форма формируется независимо в разных родах и семействах). Альпийский пояс в Африке включает также и «верещатники», которые доминируют и в альпийских кустарниках Гималаев. Для альпийских и субантарктических кустарников Новой Зеландии характерно доминирование сложноцветных (*Senecio* и *Olearia*), которые здесь более похожи на крупные вересковые (такие, как *Rhododendron*), чем на розеточные кустарники.

15. **Альпийские луга** — основной компонент растительности выше верхней границы леса в горах. Для альпийских лугов характерно доминирование осок, которые особенно массово распространены выше лесного пояса в горах умеренной зоны Северного полушария. Здесь же встречаются кустарничковые сообщества из карликовых ив, вересковых и других древесных растений. На многих альпийских лугах встречаются также и подушечные растения, роль которых по сравнению с осоками и злаками возрастает по мере снижения сомкнутости растительности с повышением высоты над уровнем моря и на более сухих местообитаниях. Характерными животными для альпийских лугов Северной Америки являются пищуха, сурок, снежная коза и баран, медведь гризли; среди

птиц пре
Альпийск
лены к у
вотные в
время ка
прячутся
активнос
защитную
ды в аль
холода на
ние опред
пийский к
ны вари
распростра
В альпийс
ческих ост
заны пере
климата, р
16. Тунд
тельность
сообществ
мхов и ли
очень сход
млекопитаю
олень в Ев
виды птиц
рогатый жа
ны или отсут
во многих т
только самы
и становится
ная мерзлота
женная моза
лотными явл
17. Полуп
пространены
климатах. Дл
страненным в
нутый покров
чается обычно
по долинам ре
верной Америк
южнее Соноры
Техаса и южне
в Калифорнии и
ни богатые и раз
пространены на с
равнины: пустыни

птиц преобладают куропатка, горный вьюрок, горный конек. Альпийские растения и животные должны быть приспособлены к укороченному летнему периоду. Многие крупные животные в зимнее время мигрируют в нижние пояса, в то время как мелкие млекопитающие впадают в спячку или прячутся в норах. Животные, которые всю зиму сохраняют активность (снежная коза и баран, куропатка), приобретают защитную белую окраску. В тропических горах условия среды в альпийском поясе очень специфичны, так как ночные холода наблюдаются здесь в течение всего года, а не в течение определенного сезона. В Южной Америке, там, где альпийский климат суше, чем в парамо, злаковники представлены вариантом, называемым пуна. Альпийские злаковники распространены также в горах Африки и Новой Гвинеи. В альпийской зоне Новой Зеландии (как и на субантарктических островах) встречаются кочкарные луга, которые связаны переходами с кочкарными лугами равнин умеренного климата, расположенными на более низких высотах.

16. Тундра — это безлесные арктические равнины, растительность которых неоднородна и представлена мозаикой сообществ с доминированием кустарничков, осок, злаков, мхов и лишайников. Тундры Северной Америки и Евразии очень сходны между собой. Их главные растительноядные млекопитающие — это мускусный бык, карибу (или северный олень в Евразии), полярный заяц, лемминг. Характерные виды птиц для тундр — это подорожник, ржанка, пуночка, рогатый жаворонок. Рептилии и амфибии очень малочисленны или отсутствуют вовсе. Так же, как на альпийских лугах, во многих тундрах и в некоторых альпийских сообществах только самый верхний слой почвы оттаивает в летнее время и становится биологически активным, а ниже залегает вечная мерзлота. Во многих тундровых сообществах резко выраженная мозаика растительных сообществ обусловлена мерзлотными явлениями (см. рис. 3-4).

17. Полупустынные кустарники теплого климата распространены в сухом умеренно теплом и субтропическом климатах. Для Северной Америки наиболее широко распространенным вариантом сообществ этого типа является несомкнутый покров креозота (*Larrea divaricata*), который встречается обычно в сочетании с небольшими полукустарниками по долинам рек в обеих основных частях теплых пустынь Северной Америки — Сонорской (от Аризоны до Калифорнии и южнее Соноры) и Чихуахуан (от восточной Аризоны до Техаса и южнее Чихуахуа), а также в пустыне Мохаве в Калифорнии и Неваде. Малопохожие, но в равной степени богатые и разнообразные кустарниковые сообщества распространены на склонах гор и у верхней границы пустынной равнины: пустыни с цереусом гигантским и фуоквиерией

в Аризоне, низкий колючий кустарник из опунций, акаций, агав, а также «редколесья» из иисусова дерева в Мохаве и в районе Чихуахуан и другие типы в других местах. В теплых полупустынях нет таких конвергентных доминантных форм, какие существуют в холодных полупустынях или в других биомах; эволюция здесь шла по пути дивергенции форм растений, как это было отмечено в главе 3. Среди североамериканских млекопитающих — ошейниковый пекари, серая лисица, белогорлая древесная крыса, кенгуровая крыса, мешотчатая крыса; птицы представлены калифорнийской земляной кукушкой, кактусовым крапивником, видами пересмешников и голубей; относительно богата фауна ящериц и змей. Теплые полупустыни, весьма сходные с описанными выше, распространены в Южной Америке от Аргентины через Чили до Перу. Обширные площади полупустынь окружают Сахару в Северной Африке, заходят через Аравийский полуостров в Иран и пустыню Тар в Индии. Меньшие по площади типичные полупустыни распространены в аридных районах Восточной Африки (Сомали — Чалби), в Юго-Западной Африке (Калахари и Кару). Австралийские варианты этого биома, эволюционировавшие при длительной изоляции, более других непохожи на остальные типы теплых полупустынь: суккуленты здесь отсутствуют, основным видом является колючий образующий кочки злак *Triodia*.

18. **Холодные полупустыни** занимают обширные площади в Большом Бассейне, между Скалистыми и Каскадными горами на западе Соединенных Штатов, и представлены серыми и довольно однообразными умеренно холодными полупустынными группировками полукустарников. Наиболее распространены полынные сообщества (*Artemisia*) с участием многолетних злаков. Сообщества этого биома, однако, изменяются в достаточно широких диапазонах: от сухих злаковников с участием полыней до разреженных кустарников, от доминирования полыней к доминированию лебеды (*Atriplex*) в сухих районах с более солонцовыми почвами, от явного доминирования одного из отмеченных видов до сообществ со смешанным участием нескольких видов полукустарников. В качестве естественных климаксов полупустынные полукустарниковые сообщества распространены в районах, имеющих климат более сухой, чем тот, который свойствен областям распространения злаковников, однако в результате выпаса скота обширные площади сухих злаковников превращены ныне в полынные. Выпас способствовал распространению завезенного из Евразии однолетнего ковра кровельного (*Bromus tectorum*) как в возникших при срастании растительных группировках, так и в естественных полынных сообществах. Для животного мира холодных полупустынь характерны чернохвостый заяц, вилорогая антилопа, полынный

тетерев, полынный
щие (мешотчатая
терны и для холод
Северной Америки
висимо, конверген
ковниках других
сообщества встреча
личные варианты
странены также в
Австралии.

19. Аркто-альпий

хом климате выше
пуны доминируют к
ты, образующие не
это — полупустыня.
ниями — низкими к
ми *Astragalus* — и
родов распростран
номорья до Централ
ных сообществ, напо
пустыни, встречаю
Калифорнии. Разре
ками или растениям
рых других горных
районы Арктики об
своей физиономии,
условиям среды, осо
вотного населения они

20. Настоящие пус

в субтропиках. В бол
ходят в теплые полу
ства, однако климат
ностью. В районах с
растительность почти
стве осадков 20—50 м
Существенным дополн
торых из этих пустынь
покров растений здесь
определяют не растени
стынная мостовая», кор
ные формы растений на
личных низких пустынь
характерных сосудистых
с частыми туманами. Если
флористическое богатство
го мира, то настоящие пус
так и видами животных. С
настоящие пустыни вклю

тетерев, полярный воробей. Мелкие прыгающие млекопитающие (мешотчатая крыса и кенгуровая крыса) весьма характерны и для холодных и для теплых пустынных кустарников Северной Америки и близки к видам млекопитающих, независимо, конвергентно возникшим в пустынях и сухих злаковниках других континентов. Очень сходные по составу сообщества встречаются в Центральной Азии и Иране; различные варианты умеренно холодных полупустынь распространены также в Южной Америке (Патагония и Анды) и в Австралии.

19. **Аркто-альпийские полупустыни** распространены в сухом климате выше верхней границы леса. В аридной части пуны доминируют колючие подушечные растения и суккуленты, образующие несомкнутые сообщества. Физиономически это — полупустыня. Полупустыни с трагакантовыми растениями — низкими колючими формирующими подушки видами *Astragalus* — и представителями некоторых других родов распространены в горах аридных районов, от Средиземноморья до Центральной Азии. Небольшие площади полярных сообществ, напоминающих миниатюрные холодные полупустыни, встречаются в альпийском поясе Уайт-Маунтенс в Калифорнии. Разреженные сообщества с низкими кустарниками или растениями-подушками распространены в некоторых других горных системах и в Арктике. Семиаридные районы Арктики обычно относятся к тундрам, однако по своей физиономии, характеру приспособления растений к условиям среды, особенностям почв и малочисленности животного населения они скорее сходны с пустынями.

20. **Настоящие пустыни** распространены главным образом в субтропиках. В большинстве случаев они постепенно переходят в теплые полупустынные полукустарниковые сообщества, однако климат их отличается резко выраженной аридностью. В районах с количеством осадков менее 20 мм в год растительность почти полностью отсутствует, при количестве осадков 20—50 мм растительность очень разреженная. Существенным дополнительным источником влаги для некоторых из этих пустынь являются туманы и росы. Поскольку покров растений здесь очень разрежен, то облик ландшафта определяют не растения, а грунт — песок, «каменистая пустынная мостовая», корки солей, обнажения скал. Жизненные формы растений находятся в пределах от довольно типичных низких пустынных кустарников до некоторых очень характерных сосудистых растений и лишайников в районах с частыми туманами. Если для ряда полупустынь характерно флористическое богатство и относительное обилие животного мира, то настоящие пустыни бедны как видами растений, так и видами животных. Субтропические и умеренно теплые настоящие пустыни включают обширные пространства Саха-

ры в Северной Африке, от Мавритании до Египта, и Аравийский полуостров, небольшую пустыню Намиб на побережье Юго-Западной Африки, западное побережье Южной Америки, от пустыни Атакама в Чили до Перу, а также экстремальные пустынные районы Австралии и юго-запада Соединенных Штатов. Настоящие пустыни умеренно холодного климата распространены в Центральной Азии (Такла-Макан), Андах, в пределах других горных аридных территорий и, кроме того, локально в некоторых районах полупустыни.

21. Аркто-альпийские пустыни в условиях крайне холодного климата — это пустыни с очень слабо выраженным растительным покровом, где доминируют снег, лед или выходы скал. На поверхности льда обитают некоторые водоросли, на скалах — лишайники, сосудистые же растения одиночными экземплярами распространены лишь в наименее экстремальных условиях среды. Аркто-альпийские пустыни включают большую часть территории Гренландии, Антарктику и горы значительно выше верхней границы леса во всех районах земного шара. Альпийские пустыни встречаются также в горах областей резко аридного климата нижней альпийской зоны.

22. Гигрофитные сообщества приспособлены к очень сырым почвам. Болота в условиях умеренно холодного климата распространены как локальный тип, но в некоторых регионах они могут стать преобладающим типом растительности при наличии холодного и влажного приморского климата (таковы, например, обширные пространства покровных болот Шотландии и Ирландии). Другие гигрофитные типы обусловлены местным избытком влаги и не являются климатическими типами, однако некоторые из них представлены так широко, что могут быть отнесены к формациям: это тропические и умеренные пресноводно-заболоченные леса, мангровые тропических побережий и эстуариев и засоленные марши побережий умеренной зоны.

23. Сообщества стоячих пресных вод (озер и прудов) очень разнообразны в зависимости от климата региона, размера водоема и его обеспеченности питательными веществами. Озерные сообщества, по сути дела, нельзя подразделить на биомы из-за разнообразия взаимоотношений внутри них и потому, что прибрежные, планктонные и донные сообщества фактически образуют друг с другом одно неразрывное целое. Однако большое биологическое значение имеют три серии развития подобных сообществ — торфяные болота, соленые озера и олиготрофно-эвтрофные серии, а также большие древние озера с очень богатой биотой (наиболее интересны среди них озера Танганьика, Ньяса, Виктория, Байкал, Охридское).

24. Сообщества биоту, совершающую некоторые рек и ручьев, ются между скалами и характером лиственных обнажений илистого дна, чинки мелких текущих вод, многие к жизни инии, — личинки ков и т. д.

25. Следующие контакты суши и то есть той части, которую периодически где они выражены скалистые побережья экотипов.

26. Приморские сообщества в поясе литоралей характеризуются сочетаниями, неустойчивостью песка в период затопления, распространены в низине отмелей в больших и мертвых озерах и используемых и бесплодности отмелей де обманчивым: многие изоподы, крабы) и другие формы (веслоногие живут в слое воды, приходящем и уходящем уровне прилива и отлива улитки.

27. Приморские сообщества где движение воды замедлено, и в сообществе микроскопические водоросли ила, и в сообществе кация, когда слой водорослей ниже слоя водорослей могут обитать на поверхности видов червей, специализированных скопических форм. Подобные получают главные ресурсы

24. Сообщества пресных проточных вод (потоков) имеют биоту, совершенно отличную от биоты озер, хотя и обладающую некоторым с ней сходством. Планктон в большинстве рек и ручьев слабо выражен, а донные сообщества различаются между собой в зависимости от скорости течения воды и характера донного субстрата, который изменяется от скалистых обнажений через гравий и песок до ила. В условиях илистого дна распространены двустворчатые моллюски, личинки мелких двукрылых насекомых. В сообществах быстро текущих вод могут быть встречены животные, приспособленные к жизни на скальных поверхностях при быстром течении, — личинки мошек, поденок, веснянок, личинки ручейников и т. д.

25. Следующие три типа сообществ распространены на контакте суши и моря, в пределах так называемой *литорали*, то есть той части побережий, которую омывают волны и которую периодически затопляют приливы (разумеется, там, где они выражены). Первый из этих типов — **приморские скалистые побережья** — будет рассмотрен ниже как один из экоклин.

26. **Приморские песчаные отмели** также распространены в поясе литоралей по всему миру. Песчаные отмели характеризуются сочетанием переменного обнажения и затопления, неустойчивостью и постоянным движением поверхности песка в период затопления. Диатомеи и другие водоросли распространены в верхнем слое песка. Животное же население отмелей в большой степени зависит от наличия планктона и мертвых остатков, или детрита, приносимых водой и используемых им для питания. Первое впечатление бесплодности отмелей оказывается при внимательном взгляде обманчивым: многочисленные ракообразные (амфиподы, изоподы, крабы) и черви роют норы в песке, микроскопические формы (веслоногие рачки, коловратки и простейшие) живут в слое воды между частицами песка. Рыбы и креветки приходят и уходят вместе с водами прилива, при низком уровне прилива появляются двустворчатые моллюски и улитки.

27. **Приморские илистые мелководья** образуются там, где движение воды замедляется, — в заливах и дельтах рек. Микроскопические водоросли распространены на поверхности ила, и в сообществе может существовать микростратификация, когда слой фотосинтезирующих бактерий располагается ниже слоя водорослей. Ил служит прибежищем для многих представителей животного мира, помимо улиток, которые могут обитать на поверхности: для моллюсков, некоторых видов червей, специализированных ракообразных и микроскопических форм. Подобно отмелям, илистые мелководья получают главные ресурсы пищи «со стороны». В основном

это остатки отмерших растений засоленных маршей, однако немалую роль играет планктон и частицы, приносимые реками и приливом. Речные дельты, где пресные воды реки смешиваются с солеными водами прилива, — это особая комплексная система, в которой засоленные марши и илистые мелководья часто сочетаются с глубокой водой, которая обеспечивает связь пресноводных сообществ с морем.

28. Коралловые рифы — это сообщества тропических океанов, сформировавшиеся в виде либо каймы вокруг островов, либо в форме кольца (атолл) с лагуной внутри, либо в виде огромных прибрежных барьерных рифов (например, вдоль восточного побережья Австралии или к северо-западу от островов Фиджи). Кораллы — это кишечнополостные животные, родственные медузам и актиниям. Они образуют колониальные структуры, заключенные в известковый скелет. В теле кораллов поселяются многочисленные симбиотические водоросли (динофлагеллаты). Таким образом, коралл является соучастником симбиоза с водорослями. Они поставляют ему пищу, полученную в результате фотосинтеза, он же обеспечивает их местом обитания и питательными веществами, отдавая им часть того, что получает сам, потребляя зоопланктон. Это сотрудничество простирается достаточно далеко, и нитчатые зеленые водоросли обычно очень обильны внутри коралловых колоний, хотя они обособлены от тканей моллюска и лишь способствуют выделению карбоната кальция. Некоторые коралловые рифы даже в большей степени образованы красными водорослями, нежели самими кораллами. Коралловые рифы — сообщества высокой продуктивности, функционирующие в условиях высоких температур и обильного водоснабжения. Они сочетают стабильную, глубоко дифференцированную фотосинтезирующую систему и систему, способную к захвату, консервированию и вовлечению в жизненный цикл элементов питания из воды океана, содержащей планктон и взвешенные частицы. Коралловые рифы — это острова высокого биологического обилия в условиях тропических морей с их обедненной экономикой ресурсов питания. Подобно дождевым тропическим лесам, тихоокеанские коралловые рифы с их огромным видовым разнообразием, богатством форм, необычайной красочностью и удивительной адаптацией животного мира представляют собой неповторимое явление природы.

Внутри коралловых масс распространены черви, моллюски; актинии, губки и горгонии в состоянии конкурировать с кораллами за место на поверхности кораллового рифа; обильны в этих условиях также крабы, улитки и иглокожие. Сами кораллы окрашены в различные цвета, а дневные рыбы

рифов и
великоле
микрии.
29. М
открыто
себя пла
но расс
которых
пелагиче
диатомей
главные
люстные
них в его
вики, обо
стейшие
и включае
животных.
30. Мор
расположе
слоев вод.
полностью
(прежде во
с поверхно
между при
поставляют
экскремент
при отмира
ходящиеся
печения рес
гических со
ществует ря
условиях ве
ракообразны
фораминифе
чаются живо
ных условиях
шаются функ
несцируют ли
Среди таких
обладающие
зеленых или
поверхностных
наконец, до кр
ных и черных
31. Бентос
тос). Ниже лит
сообщества изм
продвижения в

рифов напоминают тропических бабочек своим многоцветным великолепием предостерегающих окрасок и средств мимикрии.

29. Морская поверхностная пелагиаль. Сообщества вод открытого океана называют *пелагическими*, они включают в себя планктон и крупных плавающих животных. Мы отдельно рассмотрим поверхностные пелагические сообщества, в которых свет обеспечивает фотосинтез, и глубоководные пелагические сообщества. В приповерхностном планктоне диатомеи, мелкие жгутиковые и динофлагеллаты образуют главные группы растений; веслоногие рачки и щетинкочелюстные — это основные представители зоопланктона, кроме них в его составе также нередки креветки, медузы, гребневки, оболочники, планктонные крылоногие моллюски, простейшие и т. д. В прибрежных водах планктон более обилен и включает личиночные стадии многих прибрежных и донных животных.

30. Морские глубоководные пелагические сообщества расположены ниже освещенных солнцем приповерхностных слоев вод. Они состоят из гетеротрофов, и их существование полностью зависит от ресурсов пищи, поступающей сверху (прежде всего это планктон и частицы, опускающиеся вниз с поверхности). Многие рыбы и ракообразные перемещаются между приповерхностными и глубинными слоями океана и поставляют органическое вещество глубоководьям в виде экскрементов и прочих прижизненных выделений, а также при отмирании. Таким образом, пелагические сообщества, находящиеся в условиях отсутствия света, с точки зрения обеспечения ресурсами питания находятся как бы в тени пелагических сообществ поверхностных вод, однако и здесь существует ряд различающихся между собой сообществ. В этих условиях весьма обильны хищные веслоногие рачки и другие ракообразные, как, впрочем, и колониальные простейшие — фораминиферы и радиолярии. На больших глубинах встречаются животные, распространенные лишь в этих специфических условиях. У многих из них снижается зрение или они лишаются функционирующих глаз; некоторые животные люминесцируют либо имеют специальные осветительные органы. Среди таких животных имеются глубоководные рыбы. Преобладающие тона окраски животных меняются от голубых, зеленых или прозрачных, характерных для обитателей приповерхностных вод, до красных — на средних глубинах и, наконец, до красных и фиолетовых тонов — для беспозвоночных и черных — для рыб на больших глубинах.

31. Бентос континентального шельфа (неретический бентос). Ниже литорали распространены бентосные, или донные, сообщества изменяющегося состава и характера по мере продвижения в глубины океана. Влияния среды, испыты-

ваемые бентосом мелководий и глубоководий, различны: на мелководьях свет достигает дна, которое в большинстве случаев песчаное, глинистое либо илистое за счет речных наносов (но может быть и скалистым), а температура воды различна в разные сезоны года. В тех случаях, когда свет может достигать дна, бурное развитие получают сообщества водорослей, которые варьируют от гигантских «лесов» из ламинарии через сообщества зеленых, бурых и красных водорослей вплоть до пленки одноклеточных водорослей, выстилающей дно. Обилен животный мир шельфа: рыбы, ракообразные и головожаберные живут и кормятся среди крупных водорослей. Двустворчатые моллюски, улитки, ракообразные, иглокожие, черви и другие животные живут на дне или в донном слое отложений. Бентос шельфа имеет общие виды с поясом низких приливов и с глубоководным бентосом. Снижение освещения и степени влияния суши и животного и растительного мира мелководий происходит при увеличении глубины постепенно, однако нижняя граница континентального шельфа различима вполне отчетливо.

32. Глубоководные океанические бентосные сообщества распространены от границы континентального шельфа до глубочайших океанских впадин. Эти сообщества состоят целиком из гетеротрофов, то есть из животных, обитающих на илистой поверхности дна и в его приповерхностном слое, а также бактерий. «Ил» состоит из океанических отложений, главным образом из скелетов организмов, или из красной и коричневой глины вулканического происхождения. Карбонатные илы (скелеты фораминифер или планктонных моллюсков — птеропод) преобладают в тропических водах, кремнистые илы (скелеты радиолярий или диатомей) — в холодных водах, красные глины распространены преимущественно в наиболее глубоких впадинах. Некоторые животные поднимаются от «корней», укрепленных в иле. Среди них — восьмилучевые кораллы, горгонарии, актинии, морские лилии, губки и брахиоподы. Другие животные (двустворчатые моллюски, улитки, различные виды червей) обитают в донных отложениях. И, наконец, третьи либо ползают по дну: это крабы и другие ракообразные, морские звезды, офиуры, голотурии, морские ежи, — либо плавают над ним. Мягкость океанического ила требует специальных приспособлений, которые и имеются у многих из перечисленных животных: «якори» или «корни», а у некоторых длинные придатки, с помощью которых они удерживаются на донной поверхности. Сообщества океанических глубин не только своеобразны, но и богаты, и их богатство, по-видимому, является результатом эволюции в условиях постоянного холода и темноты, интенсивного давления и скудости пищи, поступающей главным образом из поверхностных вод океана.

Основные экоклина

Описанные выше типы биомов отражают различным образом один из выводов, сформулированных в главе 3: огромное разнообразие жизни на Земле. Мы хотели бы тем не менее найти какие-либо простые пути выражения связи структуры сообществ с условиями среды. В частности, мы можем использовать концепции градиентного анализа — экоклина и мозаику сообществ — и тем самым отразить их зависимость от климата в глобальном масштабе. Мы опишем четыре экоклина суши, но вначале, принимая во внимание то обстоятельство, что эти концепции вполне применимы и к водным и к прибрежным сообществам, рассмотрим градиент прибрежных сообществ (биом сообществ морских скалистых побережий).

1. *Скалистые океанические побережья в зоне приливов.* Сложный ритм чередования приливов и отливов вызывает попеременное затопление сообществ морскими водами и их выход из сферы затопления, при этом в период между уровнями полной и малой воды на организмы воздействуют градиент возрастающего времени обсыхания поверхности субстрата и другие флуктуирующие факторы внешней среды. На горизонтах нижней части приливной зоны развиваются богатые по видовому составу сообщества из водорослей и морских животных, переносящих только краткое пребывание на воздухе. Многие из этих видов встречаются и в верхнем постоянно затопленном поясе шельфа, а некоторые из них поднимаются до среднего уровня приливной зоны, где обитают различные водоросли и некоторые виды животных, которые устойчивы к более длительному, хотя и ограниченному пребыванию на воздухе (актинии, морские ежи, морские звезды, устрицы и т. д.). Хотя некоторые из этих организмов встречаются также в верхнем уровне средней полосы прилива, тем не менее доминантами сообществ в этих условиях являются виды, более определенно приспособленные к сравнительно продолжительному обсыханию, — это двусторчатые моллюски, усоногие рачки, блюдечки. Двусторчатые моллюски и усоногие рачки переживают период между приливами, замыкая раковины, а блюдечки — тесно соприкасаясь раковиной со скальной поверхностью. Из числа животных этой группы особенно далеко от берега могут удаляться усоногие рачки, и поэтому верхняя граница сообществ с их участием простирается вплоть до самых высоких горизонтов приливной зоны, где доминирующими животными становятся улитки, хорошо выдерживающие долгое пребывание вне воды. Поверхность скал здесь покрыта коркой из синезеленых водорослей и лишайников. Организмы этого бедного сообщества становятся все более малочисленными

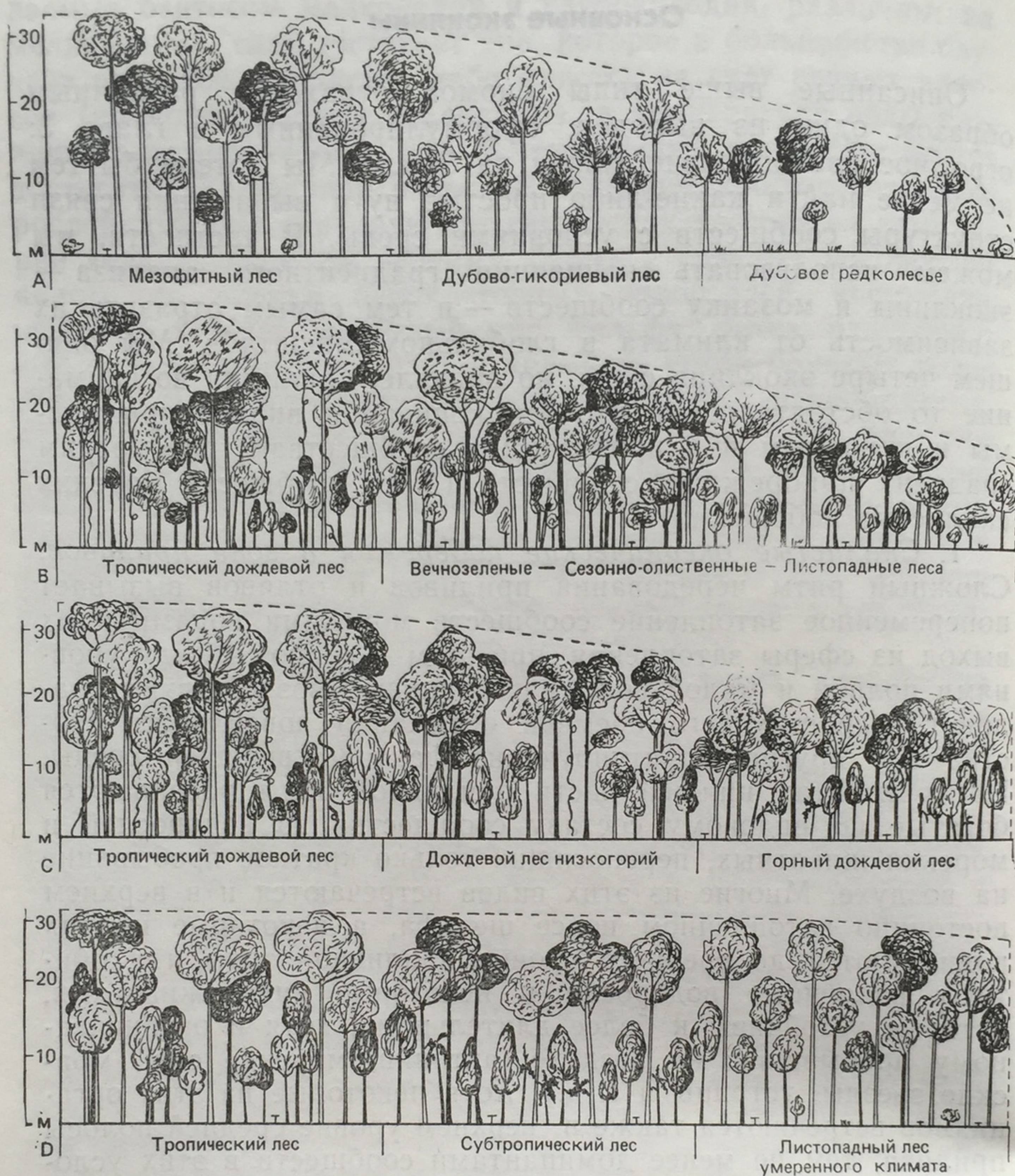
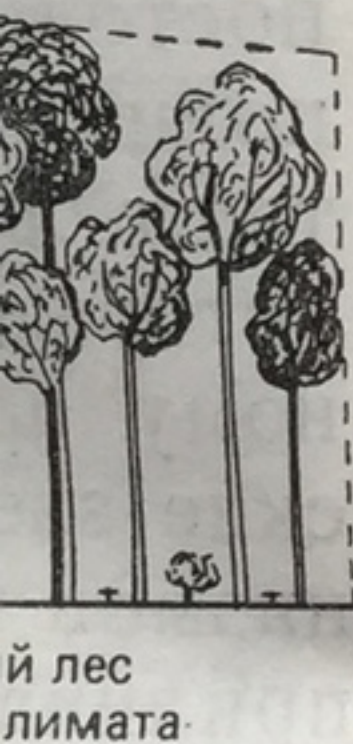


Рис. 4-9. Профильные диаграммы четырех экоклин. А. По градиенту лачских горах до пустыни на Западе США. В. По градиенту возрастания Америке. С. По градиенту увеличения высоты над уровнем моря в тропическому поясу. D. По градиенту температуры: от тропических сезонных лес (Профили В и С уточнены по: J. S.

по направлению вверх, через уровни, никогда не затопляемые водой, но подвергающиеся действию волн и соленых брызг, к скальным поверхностям, которые море лишь орошает солеными брызгами и где обитают уже наземные растения и животные.

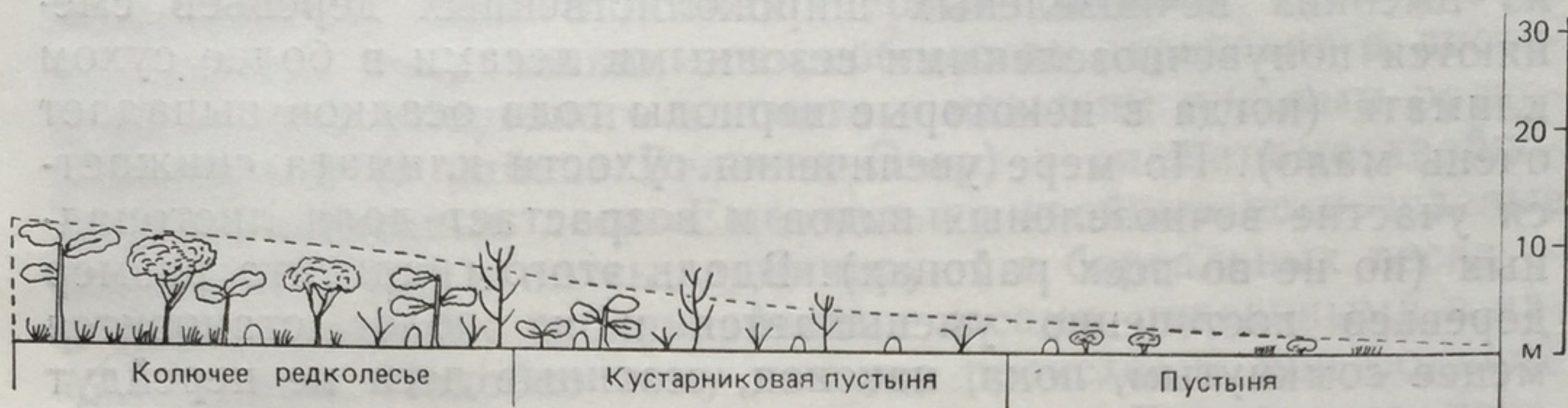
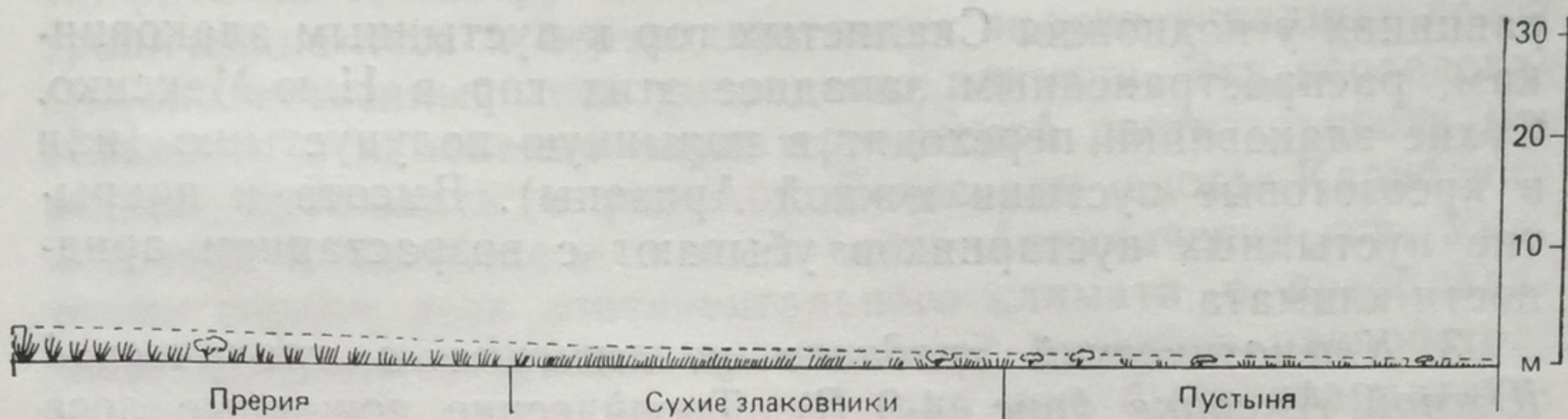
2. Климатический градиент увлажнения; южные территории Соединенных Штатов: от лесов Аппалачей до пустыни (рис. 4-9, А). Изменения происходят в направлении на запад



адиенту
растания
в тропи
нных лес
по: J. S.

топляе-
оленных
ь оро-
ые ра-

еррито-
устыни
запад



возрастания аридности климата: от влажных (мезофитных) лесов в Аппа-
аридности климата: от тропических дождевых лесов до пустынь в Южной
ческих горах Южной Америки: от тропических дождевых лесов к альпий-
ов в направлении на север в лесные климаты и к арктической тундре.
Beard. «Ecology», 36, 1955, p. 89—100.)

от богатых смешанных широколиственных листопадных
лесов Южных Аппалачей в условиях влажного климата гор
до менее сомкнутых дубово-гикориевых лесов. Высота и гу-
стота этих лесов падает, и они переходят в дубовые редко-
лесья (в некоторых районах граница лесов выражена более
резко, что обусловлено влиянием пожаров) и, наконец,
в прерии. В этом же направлении падает высота травостоя
от высокостебельной прерии через низкостебельную прерию на

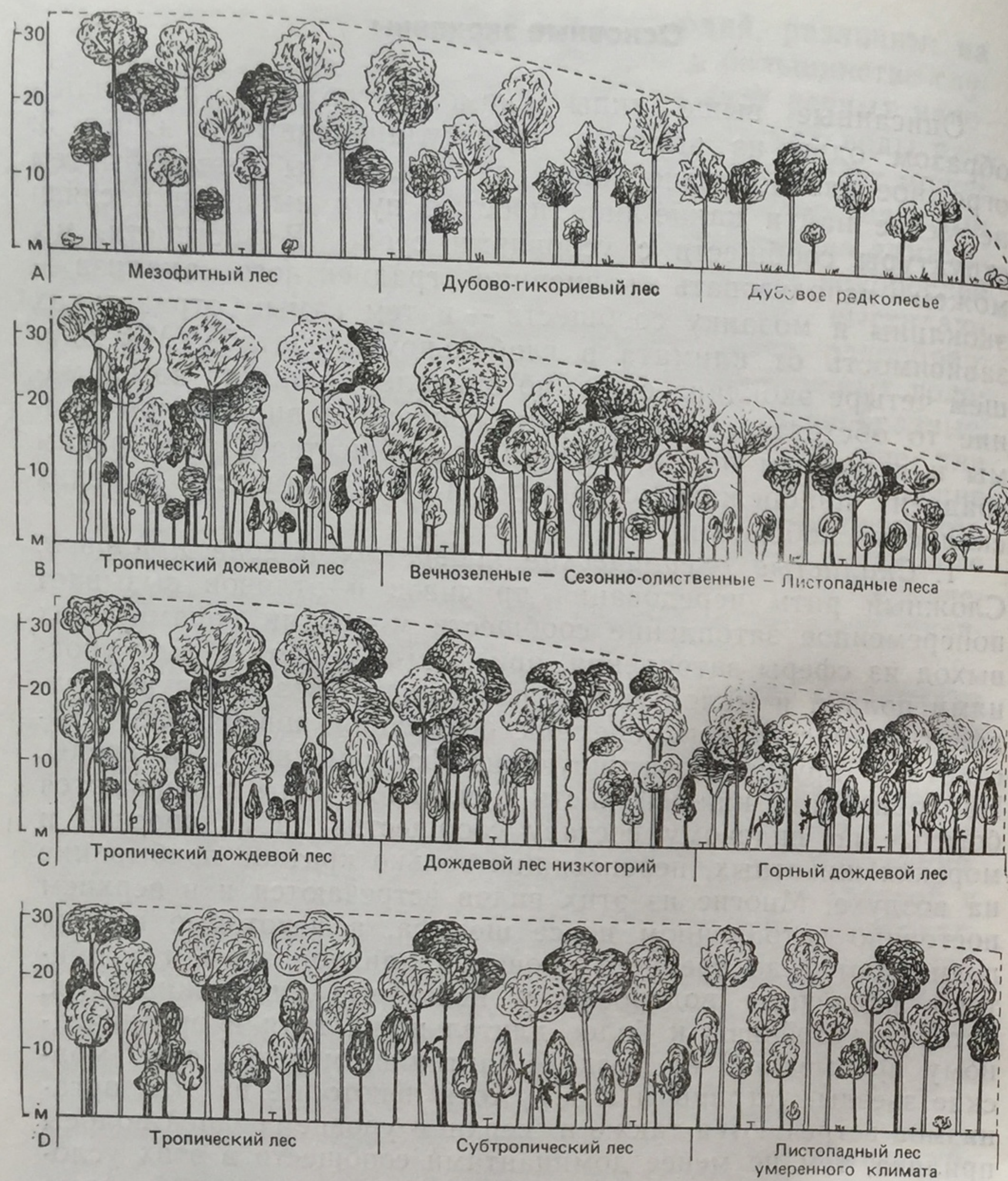
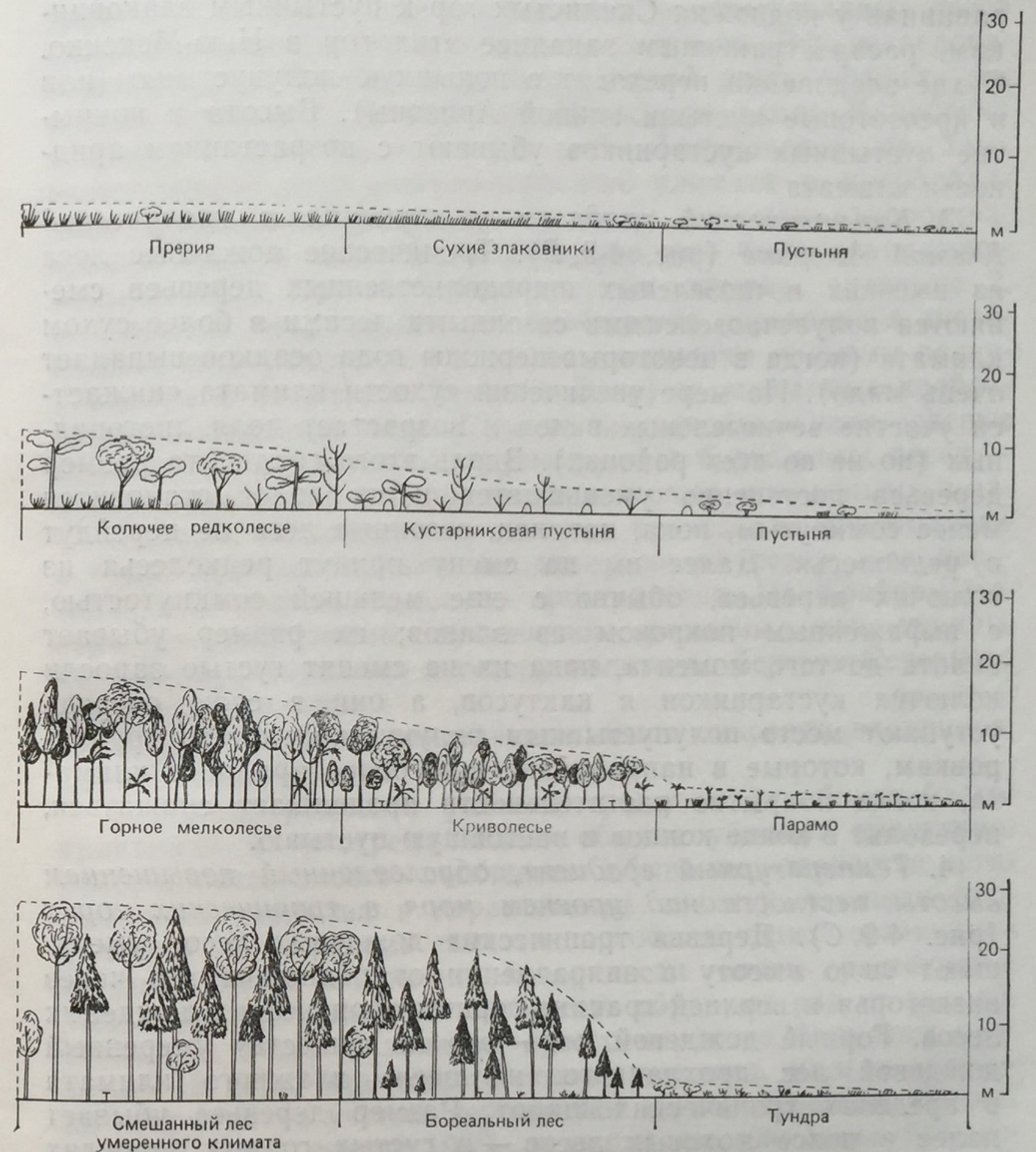


Рис. 4-9. Профильные диаграммы четырех экоклин. А. По градиенту лачских горах до пустыни на Западе США. В. По градиенту возрастания Америке. С. По градиенту увеличения высоты над уровнем моря в тропическому поясу. D. По градиенту температуры: от тропических сезонных лес (Профили В и С уточнены по: J. S.

по направлению вверх, через уровни, никогда не затопляемые водой, но подвергающиеся действию волн и соленых брызг, к скальным поверхностям, которые море лишь орошает солеными брызгами и где обитают уже наземные растения и животные.

2. Климатический градиент увлажнения; южные территории Соединенных Штатов: от лесов Аппалачей до пустыни (рис. 4-9, А). Изменения происходят в направлении на запад



возрастания аридности климата: от влажных (мезофитных) лесов в Аппалачей до пустыни на Западе США. В. По градиенту возрастания Америке. С. По градиенту увеличения высоты над уровнем моря в тропическому поясу. D. По градиенту температуры: от тропических сезонных лес (Профили В и С уточнены по: J. S.

от богатых смешанных широколиственных листопадных лесов Южных Аппалачей в условиях влажного климата гор до менее сомкнутых дубово-гикориевых лесов. Высота и густота этих лесов падает, и они переходят в дубовые редколесья (в некоторых районах граница лесов выражена более резко, что обусловлено влиянием пожаров) и, наконец, в прерии. В этом же направлении падает высота травостоя от высокостеблевой прерии через низкостеблевую прерию на

равнинах у подножия Скалистых гор к пустынным злаковникам, распространенным западнее этих гор в Нью-Мексико. Сухие злаковники переходят в полынную полупустыню (или в креозотовые пустыни южной Аризоны). Высота и покрытие пустынных кустарников убывают с возрастанием аридности климата.

3. *Климатический градиент увлажнения в тропической Южной Америке* (рис. 4-9, В). Тропические дождевые леса из высоких вечнозеленых широколиственных деревьев сменяются полувечнозелеными сезонными лесами в более сухом климате (когда в некоторые периоды года осадков выпадает очень мало). По мере увеличения сухости климата снижается участие вечнозеленых видов и возрастает доля листопадных (но не во всех районах). Вдоль этого градиента размер деревьев постепенно уменьшается и их полог становится менее сомкнутым, пока, наконец, сезонные леса не перейдут в редколесья. Далее им на смену придут редколесья из колючих деревьев, обычно с еще меньшей сомкнутостью, с выраженным покровом из злаков; их размер убывает вплоть до того момента, пока их не сменят густые заросли колючих кустарников и кактусов, а они в свою очередь уступают место полупустынным полукустарниковым группировкам, которые в направлении еще более аридного климата, когда покрытие растительности продолжает снижаться, переходят в конце концов в настоящую пустыню.

4. *Температурный градиент, обусловленный повышением высоты местности над уровнем моря в тропических горах* (рис. 4-9, С). Деревья тропических дождевых лесов уменьшают свою высоту в направлении от подножия гор через низкогорья к верхней границе горных тропических дождевых лесов. Горный дождевой лес — это по существу умеренный дождевой лес прохладного, но очень влажного климата в пределах тропических широт. Размер деревьев убывает далее в поясе моховых лесов — в густых горных зарослях из розеточных деревьев со многими эпифитами. Еще выше расположено криволесье из небольших деревьев и кустарников, высота которых снижается, и они сменяются альпийскими кустарниками парамо Южной Америки — с туссоковыми злаками и специфичными розеточными кустарниками из сложноцветных. При дальнейшем подъеме в горы розеточные кустарники постепенно исчезают и парамо переходит через альпийские луга в альпийские пустыни, свойственные вершинам наиболее высоких гор.

5. *Температурный градиент в направлении от тропиков на север в условиях лесного климата* (рис. 4-9, D). Тропические полувечнозеленые леса с преобладанием широколиственных деревьев, часть из которых листопадные, не столь высоки, как дождевые тропические леса, и менее богаты

эпифитами. К северу их сменяют через менее богатые субтропические леса и переходные типы полулистопадных лесов широколиственные леса умеренного климата. Эту последовательность в изменении характера лесной растительности мы можем наблюдать в ряду от Венесуэлы вдоль Карибских островов к Флориде и южной части Аппалачских гор. Умеренно теплые леса континентального климата с преобладанием широколиственных листопадных деревьев распространены в южной части Аппалачей, они уже были охарактеризованы нами при описании первых звеньев экоклина 2. В северном направлении эти сообщества переходят в листопадные леса умеренного климата с меньшим видовым разнообразием и (в районе Великих Озер) в смешанные хвойно-широколиственные леса. Еще дальше хвойные вечнозеленые доминанты, ели и пихты, доминируют в бореальных лесах — в тайге, сходной с субальпийскими лесами, описанными в начале главы. Подобно тому как это происходит при подъеме в горы, при дальнейшем продвижении на север леса переходят в открытые безлесные пространства. На Крайнем Севере распространены арктические равнины, или тундры, которые простираются к северу вплоть до берегов Северного Ледовитого океана.

Теперь обобщив приведенные выше описания экоклин, сделаем ряд выводов.

1. Вдоль градиента условий среды от «наиболее благоприятных» к «экстремальным» обычно убывает продуктивность и «массивность» сообществ. Убывание количества органического вещества в пересчете на единицу площади проявляется в снижении высоты преобладающих организмов и уменьшении покрытия поверхности почвы растениями. Так, экоклины наземных сообществ образуют ряд от высокоствольных лесов, с запасом сухого вещества биомассы примерно 40 кг/м^2 при высоте полога деревьев 40 м и величине покрытия (с учетом перекрытия ярусов деревьев, кустарников и трав) свыше 100%, к пустыням, где запас биомассы меньше 1 кг/м^2 , высота растений ниже 1 м, а покрытие менее 10%.

2. Соответственно изменяются и физиономические признаки сообществ. При ухудшении условий среды упрощается структура сообществ и уменьшается количество ярусов, а также сокращается разнообразие форм роста, принимающих участие в этих редуцируемых по числу и высоте ярусах. (Заметим, что богатство растительных форм некоторых теплых кустарниковых полупустынь представляет исключение из этого правила.)

3. Тенденции в изменении разнообразия структуры, как правило, параллельны изменениям видового разнообразия. В общем (если исключить некоторые экоклины и некоторые

группы организмов), видовые альфа- и бета-разнообразие убывают в направлении от наиболее благоприятных условий среды к экстремальным местообитаниям, причем экстремальность может быть связана с сухостью, холодом, неблагоприятным химизмом почв или (для морских побережий) с воздействием приливов.

4. Каждая форма роста имеет свое собственное место в ряду максимальной значимости на экоклине — розеточные деревья в некоторых тропических лесах, полукустарники в пустынях и близких к ним полупустынных сообществах и т. д. (Некоторые формы роста, например злаки и злаковидные растения, имеют более одного максимума значимости в пределах основных экоклин.) Форма роста, так же как и вид, характеризуется двумя адаптационными направлениями: к экологической нише и к местообитанию. Формы роста представляют как широкую категорию экологической ниши среди растений, так и весьма существенное отражение приспособления растений к условиям среды.

5. Последнее наблюдение дает основание сделать вывод о том, что одни и те же формы роста могут быть доминирующими в сходных условиях очень различных регионов земного шара. Вследствие этого, а также положений, сформулированных в пунктах 1 и 2, сходные условия на разных континентах имеют тенденцию формировать сообщества сходной физиономии, которые мы помещаем в один и тот же тип биомов. Такая конвергенция адаптаций на уровне сообществ является одним из наиболее существенных обобщений географии жизни.

Мы можем представить эту закономерность как мозаику типов биомов в их связи с климатом (рис. 4-10). Границы между типами не могут быть проведены точно, поскольку: 1) многие биомы образуют континуум; 2) адаптация различных форм роста на разных материках не ведет к их полной конвергенции. Например, некоторые из австралийских эвкалиптов могут формировать леса или редколесья в условиях, в которых на других континентах распространены только злаковники; 3) климат не является единственной причиной того, что именно эта формация или этот биом встречается в данном регионе. Различия почвенных условий и частые пожары могут определять, какая из двух (или нескольких) формаций, приспособленных к данному климату, будет здесь существовать; 4) имеется важный аспект влияния климата на структуру сообщества (он не отражен на рис. 4-10): это различие между морским и континентальным климатами. При одинаковом среднегодовом количестве осадков могут существовать вечнозеленые леса морского климата Калифорнии и широколиственные листопадные леса континентального климата бассейна Миссури. При меньшем коли-

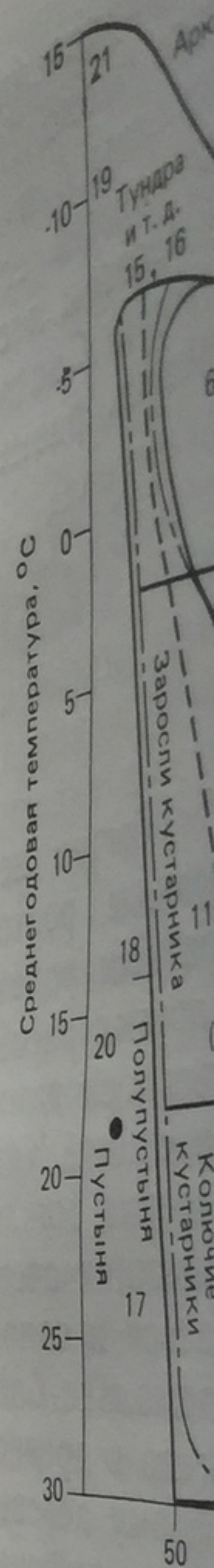


Рис. 4-10. Положение и температуры ниши между типами леса и пустыни — все эволюционные условия с доминированием различных растений, *schaff*, 69, 1956, *gical Perspective*, 105, 1

честве осадков ной Калифорнии. Распределение на рис. 4-10 и тем не менее иллюстрирует экоклины 2 и 3 (д

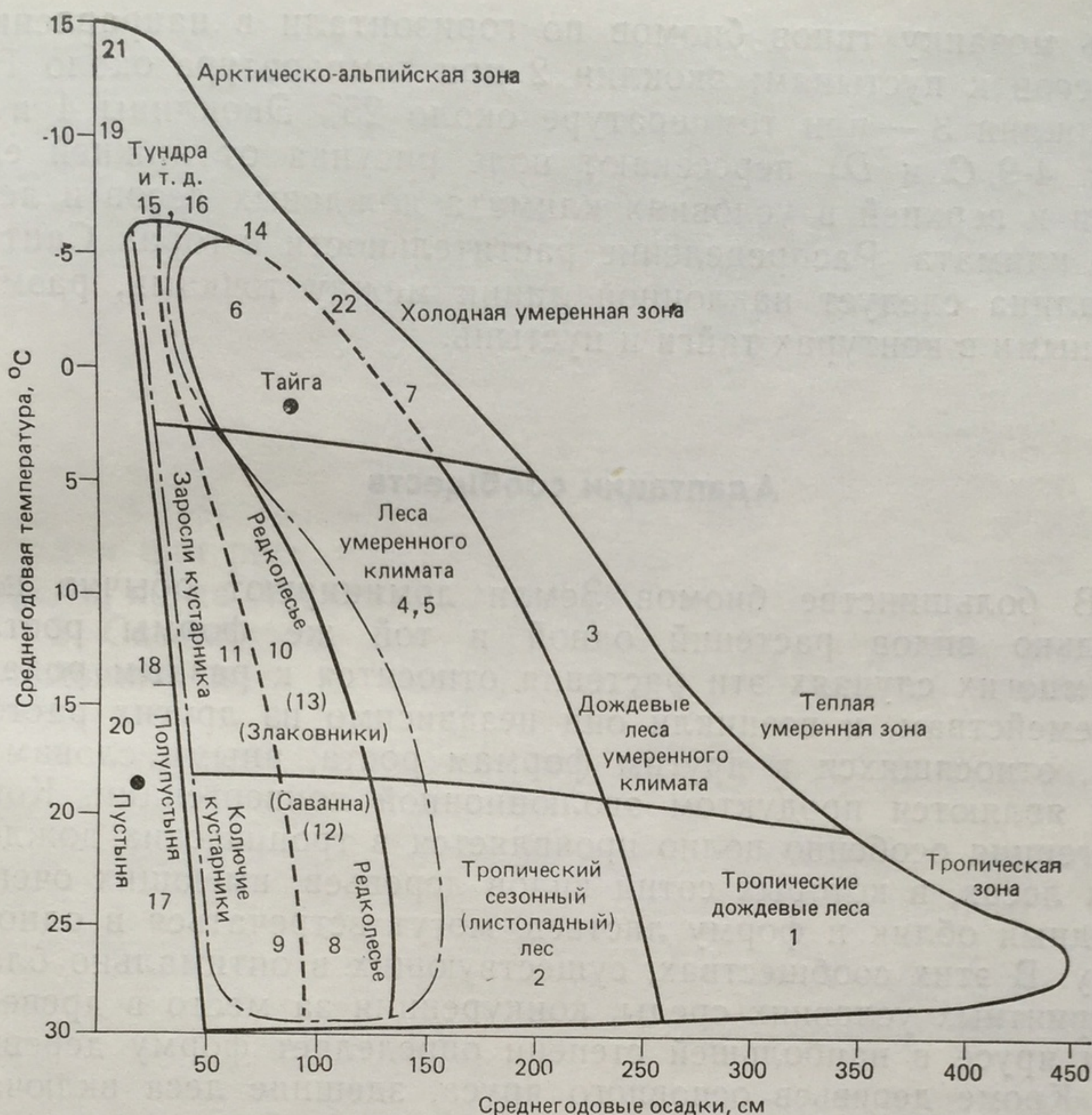


Рис. 4-10. Положение основных типов биомов земного шара в осях влажности и температуры. Числа соответствуют номерам биомов в тексте. Границы между типами биомов аппроксимированы. Различия между климатами леса и пустыни, морского и континентального, влияние свойств почвы и пожаров — все это может изменять соотношение между лесами, кустарниками и злаковниками. Штрихпунктирная линия ограничивает широкий диапазон условий среды, в котором либо злаковники, либо один из типов с доминированием древесных растений могут преобладать в растительности различных регионов. (H. Lieth. «Berichte Deutsche Botanische Gesellschaft», 69, 1956, S. 169—176; P. Dansereau. Biogeography: An Ecological Perspective, New York, 1957, p. 100; L. R. Holdridge. «Science», 105, 1947, p. 367—368; Life Zone Ecology, 1967.)

честве осадков формируются прибрежные кустарники Южной Калифорнии, пигмейные хвойные редколесья в континентальном климате Невады и сухие злаковники Великих Равнин.

Распределение типов биомов в том виде, как оно показано на рис. 4-10, значительно упрощает реальную картину, и тем не менее оно отражает в самом общем виде зависимость природных сообществ от климата Земли и тем самым иллюстрирует возможности использования их человеком. Экоклина 2 и 3 (рис. 4-9, А и В) пересекают изображенную

здесь мозаику типов биомов по горизонтали в направлении от лесов к пустыням; экоклин 2 при температуре около 16° и экоклин 3 — при температуре около 25°. Экоклины 4 и 5 (рис. 4-9, С и D) пересекают поле рисунка от нижней его части к верхней в условиях климата дождевых лесов и лесного климата. Распределение растительности в горах Санта-Каталина следует наклонной линии между точками, размещенными в контурах тайги и пустынь.

Адаптации сообществ

В большинстве биомов Земли доминируют обычно несколько видов растений одной и той же формы роста. Во многих случаях эти растения относятся к разным родам и семействам, и возникли они независимо из других растений, относящихся к другим формам роста, иными словами, они являются продуктом эволюционной конвергенции. Конвергенция особенно полно проявляется в тропических дождевых лесах, в которых сотни видов деревьев, имеющих очень сходный облик и форму листьев, могут встречаться в одном лесу. В этих сообществах, существующих в оптимально благоприятных условиях среды, конкуренция за место в древесном ярусе в наибольшей степени определяет форму деревьев. Кроме деревьев основного яруса, здешние леса включают виды самых разнообразных форм роста. Однако деревья, которые более преуспевают в таких условиях, варьируют в весьма узких пределах изменения формы и типа листьев, заметнее всего они различаются по потребности в почвенных условиях и по репродуктивным адаптациям. Феномен эволюционной конвергенции хорошо выражен также в сообществах, подверженных воздействиям суровой среды. Два сообщества, которые сходны по значимости особенностей широкой адаптации, но различны в большинстве других отношений — пустыня и планктон, — могут иллюстрировать этот феномен.

Существует сравнительно мало пустынь, которые по-настоящему очень бедны жизнью. Напротив, многие кустарниковые пустыни имеют богатый растительный и животный мир. Все обитатели пустыни должны быть каким-то образом приспособлены к лимитирующим условиям внешней среды, которые и определяют географию пустынных ландшафтов (исключая холодные пустыни), и прежде всего к недостатку влаги. В пустынях дефицит доступной для организмов влаги обычно сочетается с высокими дневными температурами и низкой влажностью воздуха, что ведет к быстрой потере воды через испарение. Пустынные организмы должны под-

держивать сбалансированный бюджет воды: если вода в организме содержится в количестве, достаточном для сохранения жизни, поглощение ее должно быть равно потерям. Поддержание баланса осложняется двумя обстоятельствами: это хроническое ограничение поступления воды и усугубляющая это ограничение постоянная тенденция к перерасходу влаги в результате ее испарения и прочих потерь.

Для пустынных животных адаптации включают:

1. Повышение потребления воды за счет поедания растений с высоким содержанием влаги, таких, например, как кактусы, употребления росы, а также частых посещений мест водопоя. Пустынные жабы в состоянии вбирать дождевые осадки или росу через водопроницаемую кожу брюшка в то время, когда они сидят на влажной поверхности.

2. Способность некоторых членистоногих непосредственно поглощать воду из воздуха, если его влажность превышает 80%.

3. Эффективное использование метаболической воды при окислении пищи в организме.

4. Уменьшение потерь воды при экскреции и выделение концентрированной мочи и почти обезвоженного кала.

5. Непроницаемость покровов тела.

6. Поведение, ведущее к уменьшению потерь воды: низкая активность, укрытие в тени, а часто и зарывание в почву на время сильной жары.

Пустынные членистоногие сокращают потери влаги за счет развития непроницаемых покровов и выдерживают повышение температуры тела до летального для позвоночных животных уровня. Мелкие млекопитающие, не способные вынести пребывание на поверхности почвы в дневное время, ведут ночной образ жизни, с тем чтобы избежать стресса от высокой температуры и сухости воздуха; крупные млекопитающие, которые не в состоянии найти убежище от жары в почве, должны уметь контролировать свою внутреннюю температуру за счет испарения воды с поверхности тела и возмещать неизбежные при этом потери.

Адаптации у растений пустыни включают:

1. Глубокие и разветвленные корневые системы для эффективного поглощения воды из почвы.

2. Накопление воды в тканях (у кактусов и других суккулентов).

3. Уменьшение расхода влаги листьями благодаря восковому защитному покрытию и наличию опушения на поверхности листьев, а у некоторых видов — из-за серого цвета листы (при этом снижается эффект нагревания листа солнечными лучами), а также благодаря эффективной способности устьиц сокращать потери воды через транспирацию.

4. Уменьшение потерь воды в результате редукции листовой поверхности или полного сбрасывания листьев и даже целых ветвей в сухой сезон года.

5. Использование поверхности стебля в качестве дополнительного или единственного органа фотосинтеза.

6. Модификации фотосинтеза. В некоторых (C_4) растениях CO_2 фиксируется в 4-углеродные соединения в особых хлоропластах, отличных от тех, где происходит фотосинтез по типу цикла Кальвина. В таких растениях фотосинтез может быть более эффективным при высоких температурах и с меньшей потерей воды, чем в других (C_3) растениях. У некоторых суккулентов распространен свойственный *Crassulaceae* «кислотный метаболизм» (САМ) с обратной суточной функцией устьиц. Устьица открываются только ночью, когда CO_2 поглощается и фиксируется (в виде мала-та). В этом состоянии CO_2 пригодна для фотосинтеза и в дневные часы, когда устьичные отверстия закрыты и расходование воды сокращается.

7. Устойчивость тканей растения к уменьшению в них содержания влаги вплоть до воздушно-сухого состояния (например, у некоторых плаунов и папоротников).

8. Способность поглощать воду из достаточно сухой почвы благодаря устойчивости к потерям воды и, как следствие этого, благодаря высокому осмотическому давлению в тканях.

9. Приуроченность времени роста к периоду, когда есть вода, и прекращение его, с тем чтобы не терять влаги, в сухой сезон.

Последний вариант адаптации проявляется, например, у однолетних трав, которые быстро растут, цветут и плодоносят во влажный период, а сухую часть года проводят в виде семян, и у многолетних трав, развивающих надземные органы только в сезон дождей. У сотен пустынных видов однолетних растений выработалась наследственно закрепленная система метаболических ограничителей прорастания и цветения, которые тонко контролируют время наступления этих фаз в зависимости от количества и длительности дождевых осадков, сезонных температур и долготы дня.

Протоплазма несколько тяжелее на единицу объема, чем вода. Планктонные организмы, взвешенные в воде озер и морей, имеют тенденцию опускаться ниже наиболее освещенной зоны, в которой поддерживается их наибольшая активность. В результате из верхнего слоя водоемов постоянно происходит убыль органического вещества, и этот поток погружающегося вниз живого и мертвого планктона является тем питающим дождем, который поддерживает жизнь преобладающей части организмов на больших глубинах.

Планктонные организмы могут разными способами противостоять или ограничивать это опускание в более глубокие горизонты. Среди них:

1. Малые размеры, которые снижают скорость опускания у бактерий и одноклеточных водорослей,— «пылевидный» эффект.

2. У более крупных организмов — образование разного рода щетинок и выступов, также тормозящих падение,— «эффект пера».

3. Шапковидная или зонтиковидная форма, снижающая скорость опускания, например у медуз,— «парашютный» эффект.

4. Уменьшение удельного веса организмов различными путями: капельки масла у веслоногих рачков и диатомей, пузырьки газа у синезеленых водорослей и простейших, высокое содержание воды в желеобразной оболочке в тканях медуз.

5. Активное перемещение вверх, которое необходимо для большинства планктонных животных вне зависимости от наличия прочих адаптаций.

Для рассмотренных форм приспособлений на уровне сообществ можно установить два принципа их организации. Во-первых, адаптация в целом достигается обычно не одним, а сочетанием нескольких описанных выше способов. Так, планктонные медузы комбинируют парашютную форму тела с низким удельным весом и активным плаванием вверх. В кактусах стеблевой фотосинтез и небольшая поверхность сочетаются с устьичной и метаболической адаптацией к использованию CO_2 , которая поглощается только в ночное время, и с быстрым поглощением воды в период дождей и запасанием ее в сукулентных тканях. Последнее приспособление сделало необходимым возникновение колючек, защищающих растение от поедания его животными, которые поедают сочные ткани сукулентов, чтобы обеспечить себя водой. Адаптация обычно имеет в основе своей не одно, а несколько приспособлений, составляющих взаимодействующую систему. Во-вторых, виды в сообществе, будучи несколько сходными между собой, тем не менее весьма отличаются друг от друга по набору приспособлений: чтобы иметь возможность существовать в одних и тех же условиях внешней среды, они используют разные сочетания приспособлений. Такое разнообразие типов адаптаций отражает разнообразие ниш, занимаемых видами. Быстротекущие пресные воды, песчаные отмели, скалистые морские побережья, тундра — все они представляют собой особые экосистемы с различным сочетанием адаптаций как реакцией на суровые условия среды.

Сукцессии

По мере того как озеро заполняется илом, оно из глубокого постепенно превращается в мелководное, затем в болото, а в некоторых случаях и в лес на сухой почве. Когда в лесном районе забрасывается пашня, то при зарастании залежи последовательно сменяют друг друга растительные сообщества — сначала однолетние сорняки, затем многолетние сорняки и злаки, кустарники и деревья, и так до тех пор, пока лес не восстановится. Если в горах имеются выходы горных пород, то на них последовательно могут развиваться редкий покров лишайников, сплошной ковер мхов, злаки, которые формируют луг, заросли кустарников, развивающихся над злаками и подавляющих их, первая лесная стадия из небольших деревьев, селящихся прямо внутри зарослей кустарников, вырастающих над ними и сменяющих их, и, наконец, заключительная стадия крупных деревьев, которые принимают эстафету доминантов у первых поселившихся здесь деревьев и могут формировать высокоствольное и потенциально устойчивое лесное сообщество.

Этот процесс развития сообществ называется *сукцессией*. В первом случае главная причина изменения сообществ заключалась в физическом процессе заполнения озера илом. Во втором примере главная причина — это произрастание растений на существующей почве. В третьем случае сукцессия вызвана взаимодействиями между организмами и условиями среды: один доминирующий вид изменяет почву и микроклимат таким образом, что формируются условия для поселения другого вида, который становится доминантом и далее преобразует среду настолько, что тем самым подавляет первый вид и создает предпосылки для поселения третьего, который в свою очередь также «переиначивает» условия среды. Сукцессионные изменения сообществ в разной степени связаны с внешними и внутренними по отношению к сообществу факторами, многие сукцессии могут быть вызваны одновременно причинами того и другого рода в их тесном переплетении. В любом случае градиент изменения условий среды и градиент изменения видовых популяций и сообществ оказываются параллельными. Сукцессии — это экоклины во времени.

Мы проиллюстрируем сукцессии двумя очень разными примерами. Заболоченные озера в большом числе встречаются в северо-центральной и северо-восточной частях США и в Северной Евразии. Заболоченные озера — это маленькие водоемы, которые развиваются в понижениях рельефа в районах бывшего оледенения с холодным влажным климатом северных лесов. (Болотам — тип биома 22 — свойственны сплошные ковры характерной для сырых мест раститель-

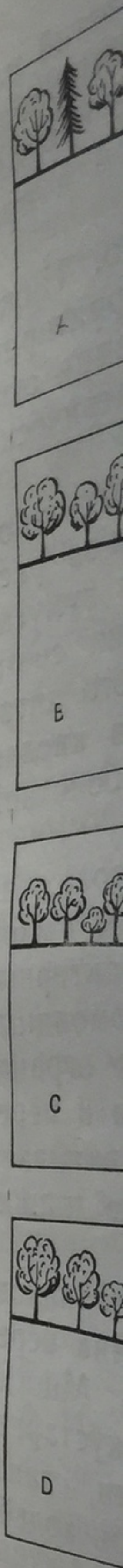


Рис. 4-11. Сукцессия в прохладном направлении, происходящая, того, как о...

ности, во
и формиру
почвы или
раздо ча
в этом ра
ных озер
вающая на
Славина н

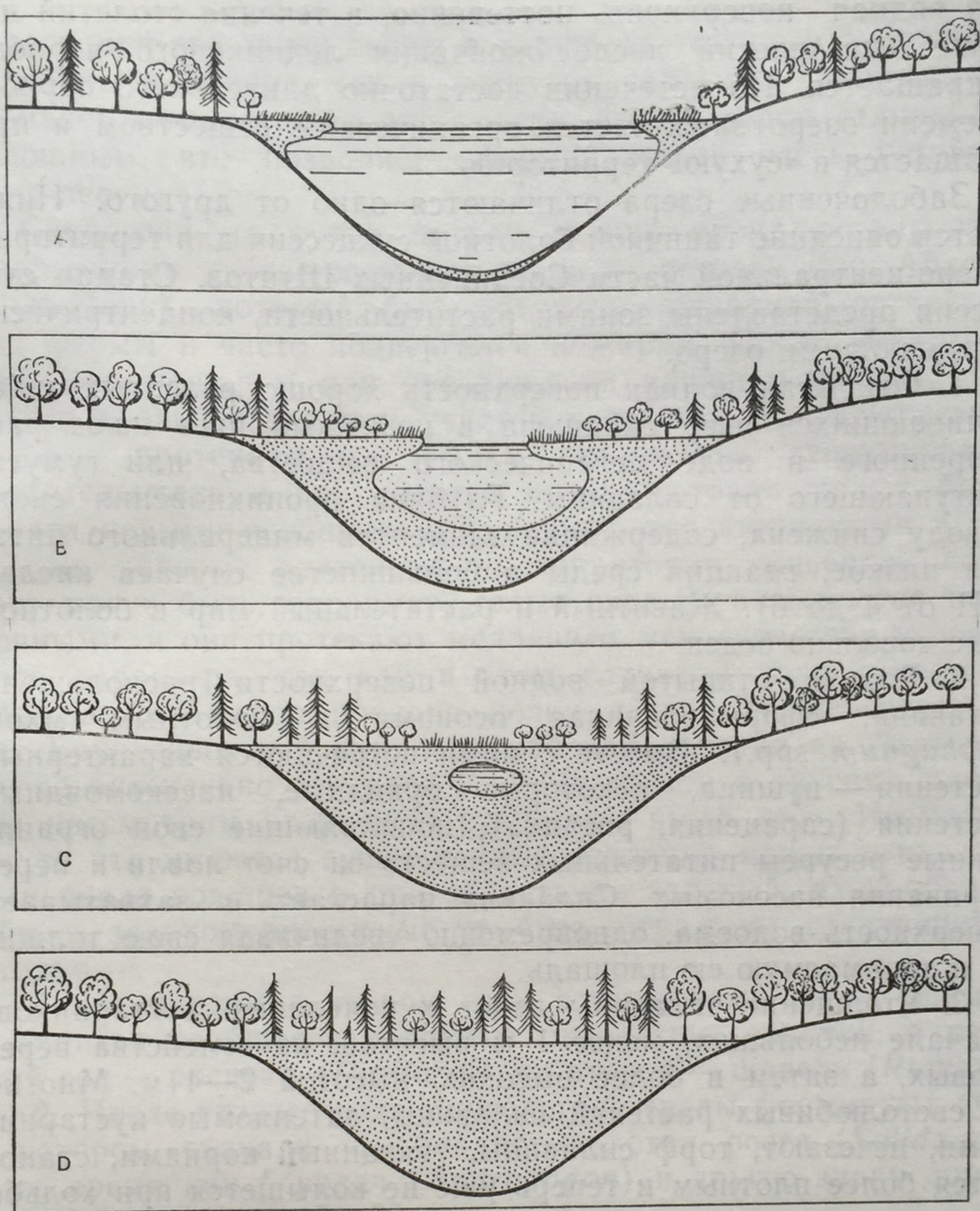


Рис. 4-11. Сукцессия при зарастании озера. В маленьком озере в условиях прохладного и влажного климата растительность сплавин продвигается в направлении от берегов к центру водной поверхности. Этот процесс продолжается, и озеро стареет (*В* и *С*). Спустя несколько тысяч лет после того, как озеро будет заполнено разложившимся органическим веществом (торфом), оно зарастет лесом (*Д*).

ности, во многих случаях с доминированием сфагновых мхов и формированием горизонта неразложившейся органической почвы или торфа. Болотные сообщества распространены гораздо чаще, чем заболоченные озера, описываемые нами в этом разделе.) Наиболее отличительную черту заболоченных озер составляет ковер растительности — сплавина, плавающая на воде и качающаяся под ногами (рис. 4-11). Сплавина нарастает в направлении к центру озера, и откры-

тая водная поверхность постепенно, в течение столетий или даже тысячелетий после окончания ледникового периода, сокращается. По истечении достаточно длительного периода времени озеро заполняется органическим веществом и превращается в «сухую» территорию.

Заболоченные озера отличаются одно от другого. Ниже дается описание типичной болотной сукцессии для территории северо-центральной части Соединенных Штатов. Стадии сукцессии представлены зонами растительности, концентрически окружающими озеро.

1. Открытая водная поверхность хорошо развитых заболочивающихся озер окрашена в кофейный цвет из-за растворенного в воде органического вещества, или гумуса, поступающего от сплавины. Глубина проникновения света в воду снижена, содержание элементов минерального питания низкое, реакция среды в большинстве случаев кислая (рН от 4 до 6). Животный и растительный мир в болотной воде довольно беден.

2. Вокруг открытой водной поверхности расположена сплавина, сформированная осоками и болотным мхом (*Sphagnum* spp.). Вместе с ними встречаются характерные растения — пушица, некоторые орхидные, насекомоядные растения (сарацения, росянка), пополняющие свои ограниченные ресурсы питательных веществ за счет ловли и переваривания насекомых. Сплавина нарастает и захватывает поверхность водоема, одновременно увеличивая свою толщину и занимаемую ею площадь.

3. Утолщение сплавины ведет к появлению кустарников, вначале небольших, менее 1 м высотой, из семейства вересковых, а затем и более высоких, высотой 2—4 м. Многие из светолюбивых растений сплавины, затеняемые кустарниками, исчезают, торф сплавины, связанный корнями, становится более плотным и теперь уже не колышется при ходьбе по нему.

4. В кустарниковую стадию внедряются деревья нескольких видов, среди них одно из наиболее характерных — лиственница (*Larix laricina*). Под пологом деревьев большинство кустарников погибает и замещается теневыносливыми растениями нижних ярусов леса.

5. Эти первые деревья со временем замещаются другими. Вместо лиственницы появляются ель или бук и клен, которые господствуют в большинстве лесов этого региона.

Болотная сплавина развивается под влиянием собственных ей внутренних процессов: произрастания растений, увеличения массы торфа за счет корней и отмерших остатков, замещения низкорослых растений более высокими и мощными. Торф сплавины аккумулируется также и на дне озера. Таким образом, озеро заполняется торфом в результате

нарастания его снизу вверх, а также благодаря разрастанию сплавины как вниз, так и вовнутрь водоема. Сплавина со временем смыкается со дном озера, и слой торфа становится сплошным, что позволяет сформироваться здесь устойчивому лесу.

Сукцессии на сухих почвах можно проиллюстрировать изменениями дубово-сосновых лесов на острове Лонг-Айленд (Нью-Йорк), который был объектом обширной расчистки под фермы и часто подвергался пожарам. После уничтожения леса пожаром или превращения пашни в залежь сукцессия вновь возвращает участок к стадии леса. Сукцессии, которые протекают на землях, где раньше существовала растительность и где имеется почва, которая может быть занята новыми сообществами, называются вторичными. Сукцессии, которые протекают на территории, лишенной почв (это могут быть, например, голые скалы), называются первичными, и они протекают медленнее, чем сукцессии вторичного характера, так как в этом случае в ходе сукцессии должна быть сформирована новая почва. Дубово-сосновый лес Брукхейвенской национальной лаборатории на Лонг-Айленде интенсивно изучался Г. М. Вудвелом и другими. Здесь мы рассмотрим вторичную сукцессию этого леса. Несмотря на то что имеются существенные различия между сукцессиями после пожаров и при зарастании залежей, их наиболее общие закономерности могут быть отражены следующими стадиями.

1. На первом и втором году доминантами вновь формирующихся сообществ являются однолетние сорняки, в первый год — росичка (*Digitaria*), во второй — щавель (*Rumex*).

2. После второго года многолетние травы формируют луг, в котором вначале преобладает золотая розга (*Solidago*), в то время как бородач (*Andropogon*) и другие злаки доминируют позже (до 15—20 лет).

3. За луговой стадией может следовать стадия кустарников, после 15—20 лет до 30—35 лет, причем вначале доминируют низкие кустарники (*Vaccinium*, *Gaylussacia*), а затем высокие кустарники (*Quercus ilicifolia*). В сукцессии на заброшенных пашнях эта кустарниковая стадия может выпадать, и прямо в луговой травостой иногда внедряется сосна. При сукцессии после пожара, напротив, выпадать может луговая стадия.

4. К 30—35 году сукцессия вступает в стадию деревьев. Первым доминантом становится сосна жесткая (*Pinus rigida*), которая образует молодые сосновые редколесья с кустарниками, далее появляются дуб шарлаховый и белый (*Quercus coccinea*, *Q. alba*). К 50 году от начала сукцессии эти виды формируют молодые сосново-дубовые леса с хорошо развитым покровом из кустарников.

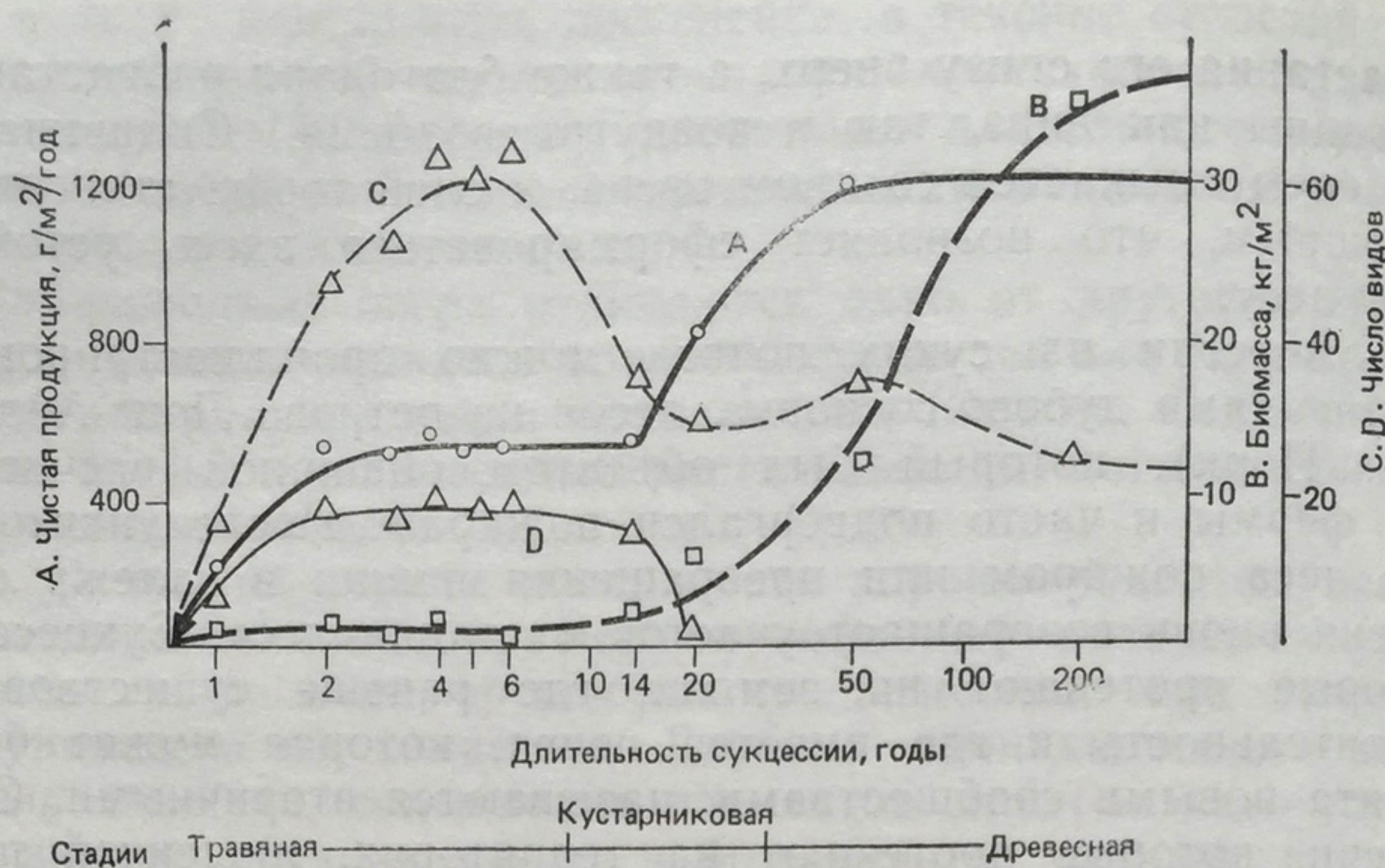


Рис. 4-12. Изменение продукции, биомассы и видового разнообразия Брукхейвенского дубово-соснового леса (Нью-Йорк) в ходе сукцессии. Эти три характеристики сообщества имеют тенденцию к возрастанию в ходе многих сукцессий, однако в деталях она может быть сложной. А. Чистая продукция увеличивается до стабильного уровня в травяной стадии (2—6 лет), затем возрастает, поскольку в сообщество внедряются деревья (14—50 лет), до стабильного уровня, который может сохраняться в климаксе. В. Биомасса низка в травяных стадиях, но быстро увеличивается при накоплении древесных тканей кустарников и деревьев; устойчивый климаксовый уровень биомассы, вероятно, может быть достигнут не ранее чем через 200 лет. С. Видовое разнообразие (число видов на площади 0,3 га) возрастает в последних травяных стадиях, далее снижается в кустарниковых стадиях (14—20 лет), несколько увеличивается в молодом лесу (50 лет) и вновь уменьшается в климаксе. D. Число экзотических растений; виды-экзоты присутствуют только в травяных и в ранней кустарниковой стадиях. (Время дано в логарифмическом масштабе, что позволяет расширить ранние и сжать поздние стадии сукцессии.) (По В. Holt, G. M. Woodwell, неопубл. данные.)

5. Со временем, если не будет пожаров или других нарушений, эти молодые леса превращаются в дубовый лес с незначительным участием (или при полном отсутствии) сосны и слабосомкнутым ярусом кустарников. Такой лес формируется спустя 200 лет после пожара или начала зарастания залежи.

Многие свойства сообществ изменяются в ходе сукцессии. Некоторые из них — продуктивность, биомасса, циклы минеральных элементов — будут рассмотрены в последующих главах. Наиболее важной характеристикой сообществ является их продукция, то есть образование биомассы за единицу времени на единицу площади. Чистая продукция низка в первый год дубово-сосновой сукцессии ($175 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$) и увеличивается до сравнительно устойчивого уровня в луговой стадии ($500 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$). Прирост происходит быстрее в стадиях кустарников и молодых деревьев, и в моло-

дых дубово-сосновых лесах на 44—55 годах сукцессии продукция достигает $1200 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$. Этот уровень, очевидно, стабилизируется и сохраняется для спелых лесов (рис. 4-12). Биомасса и общий сухой вес органического вещества возрастают в направлении стабильного уровня более медленно, так как биомасса представляет собой аккумулярованную в сообществе продукцию (ткани растений, и в первую очередь древесину). Биомасса составляет около 1 кг/м^2 в стадии однолетников и луговой стадии и возрастает через кустарниковую стадию к молодым лесам (55 лет) до 12 кг/м^2 . Можно ожидать, что биомасса в полностью спелых лесах увеличится до $30\text{—}40 \text{ кг/м}^2$. Рост лесного сообщества может быть выражен также через отношение биомассы к чистой годовой продукции (коэффициент аккумуляции биомассы). Этот коэффициент возрастает от 1,0 в стадии однолетников до 2—4 в луговой стадии, 4—7 — в стадии кустарников, 10 — в молодых лесах на 55 году сукцессии и, вероятно, до 25—35 — в спелых лесах. (Во время изучения сукцессии на Лонг-Айленде не были встречены спелые дубовые леса, поэтому сведения о них заимствованы из публикаций о растительности других районов.)

По мере развития сукцессии возрастает участие надземной массы сообществ в общей биомассе. В луговой стадии масса корней примерно в три раза превышает надземную, но уже в стадии кустарников или молодых лесов надземная биомасса в 2—3 раза превосходит массу корней. Это соотношение повышается в спелых лесах до 5—6. Масса подстилки, то есть отмерших частей растений, на поверхности почвы возрастает от менее $0,1$ до $0,4 \text{ кг/м}^2$ в стадии однолетников и луга, до $1,6 \text{ кг/м}^2$ в молодых лесах и, возможно, до 2 кг/м^2 в спелых лесах.

Увеличение запаса элементов минерального питания в растениях в основном идет параллельно увеличению биомассы. Имеются, однако, различия в содержании минеральных элементов в растениях разных стадий. Травы первых стадий, для которых питательные элементы в почве находятся в изобилии, имеют больше минеральных веществ на каждую единицу сухого веса (содержание минеральных веществ около 3%) по сравнению с более поздними стадиями преобладания древесных растений. Сосны, однако, имеют относительно низкое содержание минеральных веществ (0,38%) в отличие от дубов спелого леса (0,64%). Подобно многим другим растениям первых стадий сукцессий, сосны приспособлены к быстрому росту и формируют легкую древесину со сравнительно низким содержанием минеральных веществ. Дубы спелого леса растут медленно и используют больше элементов минерального питания для продуцирования каждой единицы сухого веса. Эти элементы накапливаются при

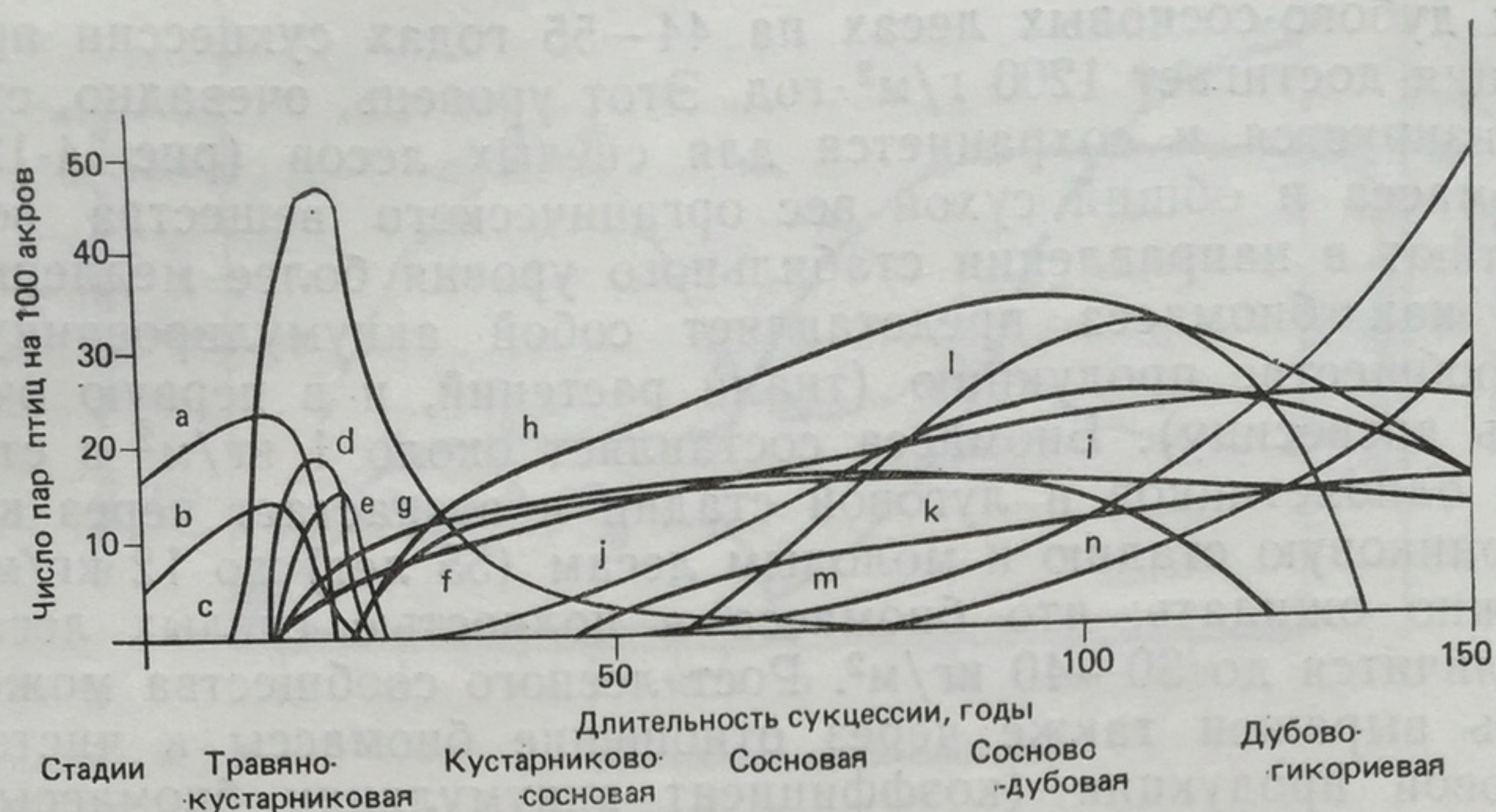


Рис. 4-13. Динамика популяций птиц в ходе сукцессии. Показаны виды, которые учтены в количестве не менее чем 15 пар на 100 акров территории (40 га) при восстановлении залежи в лес, район Пидмонта, штат Джорджия.

a — жаворонковый воробей, *b* — луговой восточноамериканский трупиал, *c* — полевой воробей, *d* — американская земляная славка, *e* — дятел, *f* — кардинал, *g* — тауи, *h* — сосновая древесная славка, *i* — летняя танагра, *j* — каролинский крапивник, *k* — американская хохлатая синица, *l* — хохлатая славка, *m* — красноглазый виреон, *n* — большой американский дрозд. (D. W. Johnston, E. P. Odum. «Ecology», 37, 1956, p. 50—62; Ricklefs. 1973.)

увеличении возраста леса в значительных количествах в тканях растений. Создание и стабилизация запаса минеральных веществ является одним из главных показателей лесной сукцессии.

В ходе сукцессии популяции растений изменяются, а виды сменяют друг друга. Изменение плотности видовых популяций вдоль оси времени напоминает аналогичные изменения распределения видов по пространственному градиенту, но с тем различием, что оно замедляется в стадии зрелых сообществ. Рис. 4-13 показывает, как изменяется популяция птиц в лесной сукцессии на заброшенной пашне в Пидмонте (штат Джорджия), сукцессии, во многом сходной с той, какая была описана на Лонг-Айленде. Видовое разнообразие растений и животных обнаруживает тенденцию к нарастанию по мере увеличения высоты и сложности сообществ, однако изменение разнообразия не представляет собой однозначного явления. В Брукхейвене (и, возможно, во многих других сукцессиях в умеренной зоне, завершающихся лесной стадией с сомкнутым ярусом деревьев) разнообразие видов растений убывает в последних стадиях сукцессий. В молодом лесу еще может быть смесь видов из разных сукцессионных стадий, и здесь может существовать значительно большее разнообразие условий для растений нижних ярусов в отноше-

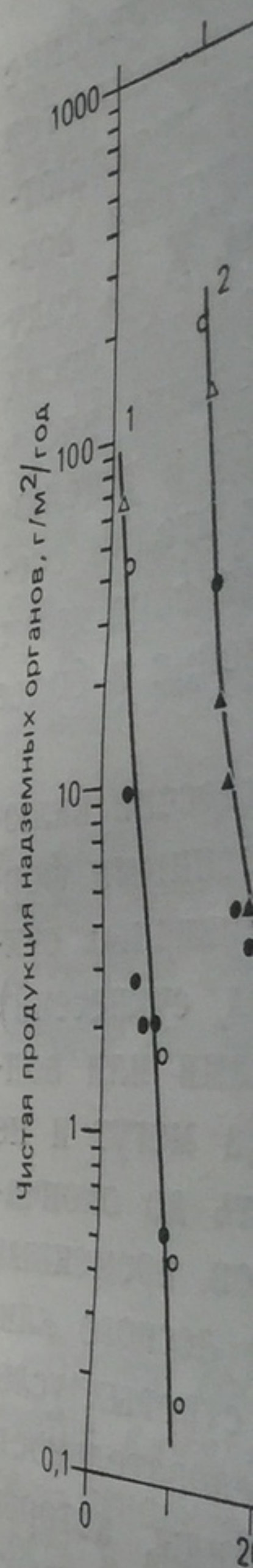


Рис. 4-14. Кривые
хейвене, штат Нью-
земных органов в
более к менее зн
образия увеличив
крутая последова
(1 год), приобрета
Внедрение в сообщ
(15 лет), вызывае
видов (21 год). М
вая значимости ви
в дубово-гикориев
ны виды трав, треу
деревьев. Незаштр
зачерненные — виды
ранжированной пос
для спелых лесов на
чается в точке 116)

нии освещенности и затенения, а также наблюдаться менее интенсивное химическое влияние опада на почву, чем в спелом лесу.

Разнообразие и доминирование могут также флуктуировать на ранних стадиях сукцессии, как это показано на рис. 4-12 и 4-14 для сукцессий Брукхейвенского леса. Сукцессионный луг значительно богаче видами, чем лес. Часть

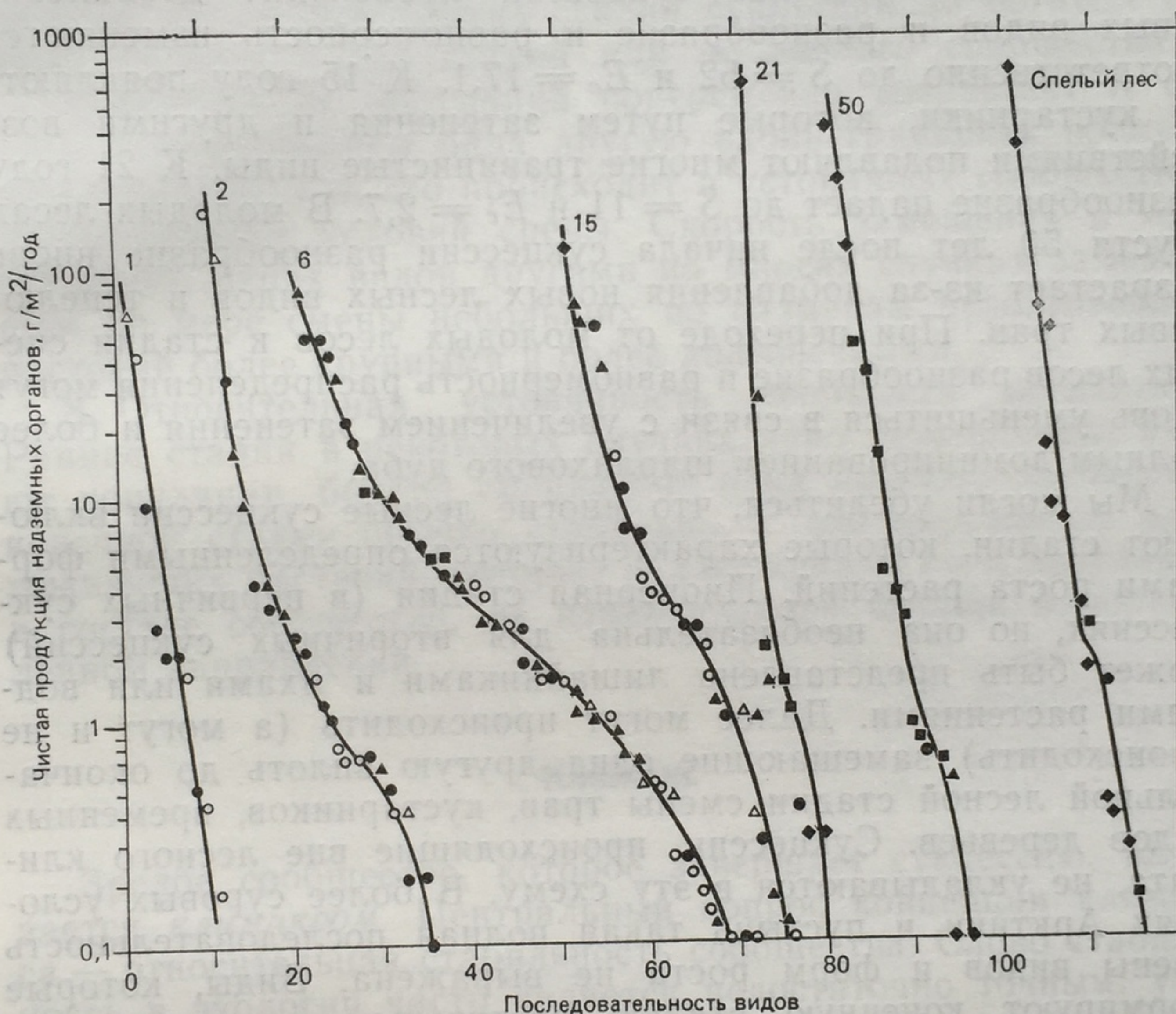


Рис. 4-14. Кривые значимости видов растений при сукцессии леса в Брукхейвене, штат Нью-Йорк. На графиках показана чистая продукция надземных органов видов растений, последовательно распределенных от наиболее к менее значимым (см. рис. 3-11 и 4-12). Так как видовое разнообразие увеличивается в течение травяной стадии сукцессии (1—6 лет), крутая последовательность значимости, достигая геометрической прямой (1 год), приобретает сигмоидное, логнормальное распределение (6 лет). Внедрение в сообщество кустарников, затеняющих и подавляющих травы (15 лет), вызывает увеличение «крутизны» последовательности значимости видов (21 год). Молодой лес (50 лет) несколько богаче видами, и его кривая значимости видов менее «крута». Данные для спелых лесов получены в дубово-гикориевом лесу Ок-Ридж, штат Теннесси. Кружками обозначены виды трав, треугольниками — виды кустарников, квадратами — породы деревьев. Незаштрихованные кружки и треугольники — это виды-экзоты, заштрихованные — виды местной флоры. Кривые начинаются в разных точках ранжированной последовательности видов (так, кривая значимости видов для спелых лесов начинается в точке 101 последовательности видов и кончается в точке 116). (В. Holt, G. M. Woodwell, неопubl. данные.)

этого видового богатства луговой стадии (хотя и не основная) состоит из сорных экзотических видов, завезенных в Северную Америку из Евразии. Интродуцированные виды играют заметную роль во многих нестабильных сменяющихся сообществах, но они не способны конкурировать с видами местных растений в спелых и стабильных сообществах. В сообществе первого года залежей разнообразие видов $S = 10$ и равномерность распределения $E_c = 4,3$.

В первые пять лет сукцессии происходит добавление новых видов и разнообразие и равномерность изменяются соответственно до $S = 52$ и $E_c = 17,1$. К 15 году появляются кустарники, которые путем затенения и другими воздействиями подавляют многие травянистые виды. К 21 году разнообразие падает до $S = 11$ и $E_c = 2,7$. В молодых лесах спустя 50 лет после начала сукцессии разнообразие вновь возрастает из-за добавления новых лесных видов и тенелюбивых трав. При переходе от молодых лесов к стадии спелых лесов разнообразие и равномерность распределения могут вновь уменьшиться в связи с увеличением затенения и более полным доминированием шарлахового дуба.

Мы могли убедиться, что многие лесные сукцессии включают стадии, которые характеризуются определенными формами роста растений. Пионерная стадия (в первичных сукцессиях, но она необязательна для вторичных сукцессий) может быть представлена лишайниками и мхами или водными растениями. Далее могут происходить (а могут и не происходить) замещающие одна другую вплоть до окончательной лесной стадии смены трав, кустарников, временных видов деревьев. Сукцессии, происходящие вне лесного климата, не укладываются в эту схему. В более суровых условиях Арктики и пустынь такая полная последовательность смены видов и форм роста не выражена. Виды, которые формируют конечную стадию растительности, поселяются на нарушенных участках и достигают здесь зрелости. Несмотря на различия сукцессий и невозможность каких-либо обобщений, есть тем не менее основания говорить о существовании ряда тенденций прогрессивного развития, характерных для многих сукцессий.

1. В ходе сукцессии обычно происходит прогрессивное развитие почвы, которое сопровождается возрастанием глубины, содержания органического вещества и дифференциацией почвенных горизонтов в направлении к зрелой почве сообщества конечной стадии.

2. Увеличиваются высота, биомасса и ярусное расчленение растительных сообществ.

3. Запас элементов минерального питания, содержащихся в почве и растениях, возрастает, и возрастающая доля его содержится в тканях растений.

4. Продукция — скорость формирования органического вещества на единицу площади — возрастает одновременно с развитием почвы и структуры сообщества и усилением использования сообществом ресурсов среды.

5. По мере увеличения высоты и сомкнутости надземной части сообщества микроклимат сообщества все более определяется характером самого сообщества.

6. Видовое разнообразие усиливается в направлении от простых сообществ ранних стадий сукцессий до богатых видами более поздних стадий или до зрелого сообщества.

7. Значимость популяций попеременно возрастает и падает, и они сменяют одна другую вдоль градиента времени подобно тому, как это происходит в устойчивых сообществах по градиентам условий среды. Скорость замещения в ходе сукцессии одних видов другими во многих случаях замедляется по мере смены небольших по размерам недолговечных растений более крупными и более долговечными.

8. Относительная устойчивость сообществ возрастает. Ранние стадии в некоторых случаях явно неустойчивы, имеют популяции, быстро сменяющие одна другую; сообщество конечной стадии обычно стабильно, с доминированием долгоживущих растений, которые поддерживают свои популяции в составе сообщества, не изменяющемся больше в определенном направлении.

Климакс

Зрелое сообщество, которое завершает сукцессию, называется *климаксом*. Центральный вопрос концепции климакса — относительная стабильность сообщества. Слово стабильность в экологии часто является недостаточно точным: учитывая флуктуацию среды, мы не можем ожидать, что сообщество будет абсолютно постоянно во времени. Мы вправе ожидать от климакса лишь условия устойчивого состояния применительно к различным характеристикам сообщества. Во-первых, видовые популяции такого сообщества должны пребывать в устойчивом состоянии со сбалансированной рождаемостью и смертностью, иными словами, появление новых особей в результате размножения должно компенсироваться их выпадением из сообщества по причине смерти. При наличии баланса в популяциях видовой состав климакса остается относительно стабильным. Виды в таком сообществе должны быть «толерантными», то есть способными к размножению и произрастанию при затенении и прочих воздействиях со стороны растений, входящих в состав сообщества. Поскольку происходят флуктуации, о которых мы говорили в главе 2, стабильность, конечно, понятие

относительное. Три вида растений, описанные в главе 2, иллюстрируют различные способы самоподдержания популяции в климаксовом сообществе: относительное постоянство у белого дуба, близкие к циклическим изменения у ели и нерегулярные колебания численности вокруг средней величины у бородача.

Во-вторых, понятие устойчивого состояния следует применять ко всем параметрам общих функций сообщества (они будут рассмотрены в следующих главах). Продукция сообщества сохраняется на стабильном уровне, если валовая продукция равна затратам на дыхание или на разрушение образовавшегося органического вещества. При сбалансированном поступлении и отчуждении органического вещества общая живая масса сообщества (биомасса) остается в устойчивом состоянии. Параллельно с балансом органического вещества уравнивается и энергетический баланс между солнечной энергией, усваиваемой в процессе фотосинтеза, и энергией, выделяемой в процессе дыхания. Следующим аспектом устойчивого состояния сообщества является сбалансированность между поглощением корнями из почвы элементов минерального питания и возвратом их в почву с опадом и в результате других процессов. Если этот баланс поддерживается, то и запасы имеющихся в сообществе минеральных элементов находятся в устойчивом состоянии. Одновременно в устойчивом состоянии оказывается и содержание органического вещества в почве, так как скорость разложения органического вещества и скорость его поступления в почву уравновешены. Таким образом, климаксовое сообщество можно рассматривать как находящуюся в устойчивом состоянии открытую систему, в которой индивидуальные организмы, энергия, элементы минерального питания, органическое вещество изменяются, но которая в целом сохраняется относительно константной во времени. Климаксовое сообщество — это самоподдерживающаяся система, приспособленная к, по существу, постоянной функции устойчивого состояния по отношению к внешней среде, оно потенциально бессмертно, если его не разрушать.

Все сказанное выше достаточно ясно в теоретическом плане, но, когда эти положения требуется использовать при исследовании реальных сообществ, все выглядит много сложнее. Нам предстоит выяснить, каким образом климаксовые сообщества можно определить, распознать и интерпретировать. Первый вопрос — определение, то есть выбор критериев, используя которые климаксовое сообщество можно отличить от серийного, предшествующего ему в ходе сукцессии. Климакс должен быть более стабильным, но это бывает не во всех случаях. Некоторые сообщества первых стадий сукцессий (например, лишайники на ранних стадиях

первичной сук-
более стабиль-
пример сообщ-
климаксовые с-
нию с серийны-
ния климаксов-
него, в то вре-
направленные по-
макс также по-
таких изменя-
ция, биомасса,
вое разнообра-
совых видов. (С-
рии достигают
Максимум про-
уже в ходе с-
доминантами
развитие и на-
рального пита-
по почве, то
часть экосисте-
почвы ничуть
ство. Что каса-
когда биомасс-
поздних стади-
максимума би-
полезным крит-
са климакса.
масса достига-
органического
Если имеет-
ществ, то как
могут быть:
1. Детальное
внимание долж-
пожаров или д-
и нестабильнос-
серийные и не-
восстанавлива-
к самоподдерж-
которые в одни-
гих — климаксо-
строить весьма
сти с классами д-
На рис. 4-15 са-
см. главу 2) сра-
осиной, доминан-
одноцветной ли-
пих

первичной сукцессии при зарастании скал) кажутся нам более стабильными, чем иные климаксовые сообщества, например сообщества прерий. Мы вправе лишь говорить, что климаксовые сообщества относительно стабильны по сравнению с серийными, которые предшествуют им, и что изменения климаксового сообщества — это флуктуации вокруг среднего, в то время как серийные сообщества характеризуются направленными изменениями. Мы могли бы определить климакс также по критериям достижения максимального уровня таких изменяющихся при сукцессии категорий, как продукция, биомасса, запас элементов минерального питания, видовое разнообразие, развитие почв и доминирование климаксовых видов. Сложность заключается в том, что эти категории достигают максимального уровня не одновременно. Максимум продукции и разнообразия может быть достигнут уже в ходе сукцессии, а климаксовые виды могут стать доминантами еще до того, как сообщество обретет полное развитие и наибольшие биомассу и запас элементов минерального питания. Если определять климаксовое сообщество по почве, то придется сместить проблему в совсем иную часть экосистемы, а кроме того, суметь определить зрелость почвы ничуть не легче, чем опознать климаксовое сообщество. Что касается биомассы, то имеются, вероятно, случаи, когда биомасса снижается в направлении от сообществ поздних стадий сукцессий к климаксу. И все же понятие максимума биомассы представляется наиболее общим и полезным критерием для установления выраженности статуса климакса. В наземных сообществах максимальная биомасса достигается в случае, когда уравниваются синтез органического вещества и его распад.

Если имеется ландшафт, в составе которого много сообществ, то как можно опознать климакс? Свидетельствами могут быть:

1. Детальные наблюдения в сообществах, причем особое внимание должно быть обращено на обнаружение следов пожаров или других нарушений и на признаки стабильности и нестабильности популяций. Некоторые виды известны как серийные и не обладающие способностью формировать самовосстанавливающиеся сообщества, другие — как способные к самоподдержанию климакса. Существуют также и виды, которые в одних условиях оказываются серийными, а в других — климаксовыми. Для лесных сообществ можно построить весьма наглядные кривые, если число стволов соотнести с классами диаметра или, если это возможно, с возрастом. На рис. 4-15 самовозобновляющаяся популяция (дуб белый, см. главу 2) сравнивается с двумя видами серийных лесов — осиной, доминантом временных лесов, и молодыми особями одноцветной пихты климаксового вида, внедряющейся в

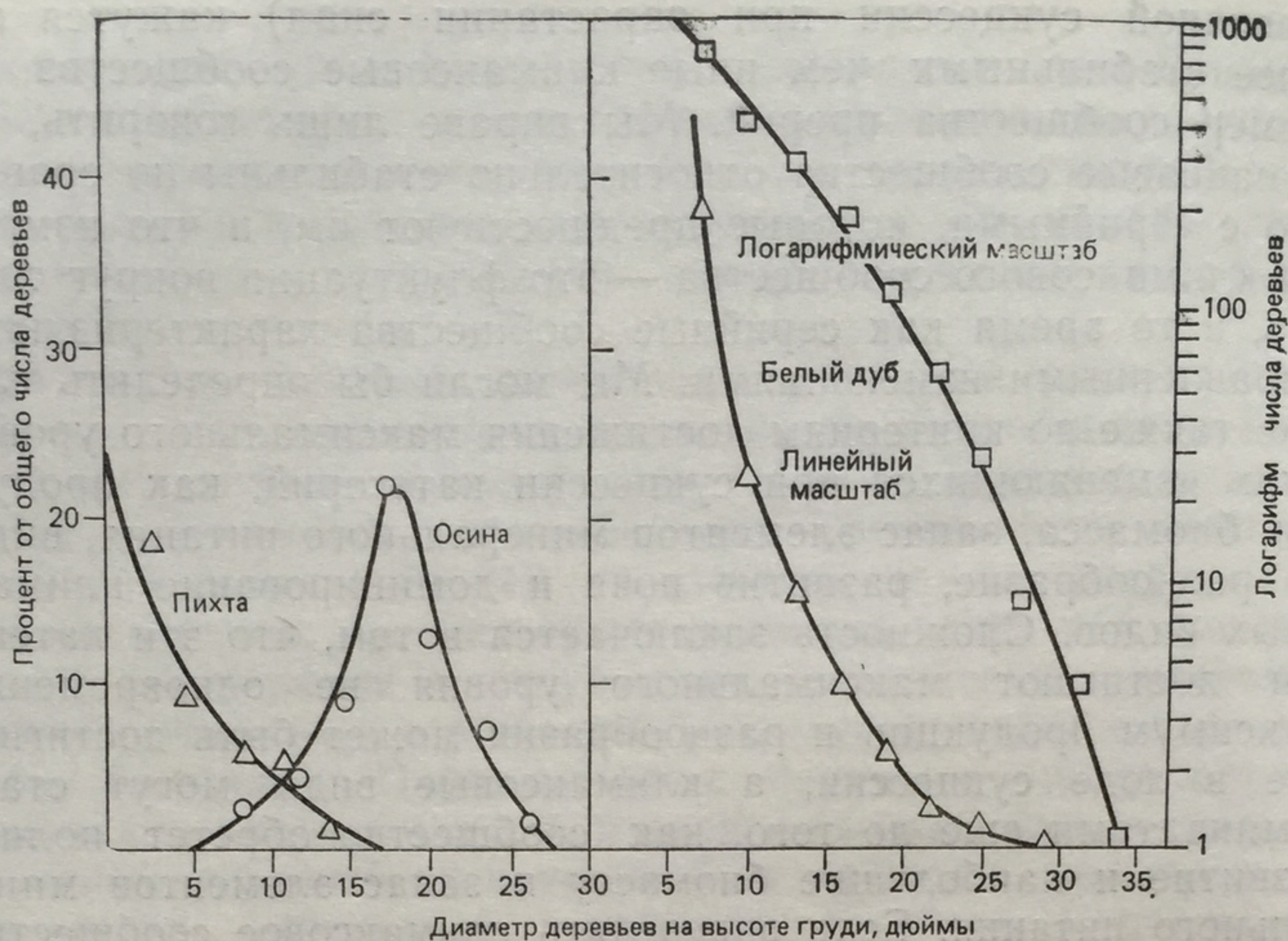


Рис. 4-15. Динамика развития древостоя сукцессионного и климаксового леса. Слева. Сукцессионный лес в горах штата Аризона — осина (*Populus tremuloides*) не в состоянии возобновляться и замещается пихтой (*Abies concolor*), представленной в основном небольшими молодыми деревьями. Справа. Дуб белый (*Quercus alba*), самовозобновляющийся в климаксовом дубово-гикориевом лесу. В линейном масштабе (слева) кривая процентного распределения деревьев по классам диаметра имеет J-образную форму; в логарифмическом масштабе (справа) — кривая выпуклая; она преобразуется в прямую линию, если диаметр деревьев по горизонтальной оси заменить на возраст (см. также рис. 2-1). (W. A. Niering, R. H. Whittaker, «Illinois. Nat. Hist. Surv. Bull.», 14, 1963, p. 8)

насаждение и сменяющей осину. J-образная кривая характерна для белого дуба. Пихта одноцветная произрастает как в молодых, так и старых самовосстанавливающихся лесах. Кривая распределения стволов осины показывает ее неспособность к самовозобновлению. В климаксовых лесах всходы и подрост имеют лишь те виды, которые уже являются доминантами, а не виды, которых они сменили.

2. Воссоздание сукцессионной серии. Детальные наблюдения в сообществах позволяют нам объединять различные сообщества в одну сукцессионную серию. Наши представления о сукцессиях в Брукхейвенском лесу получены именно на основании сопоставления насаждений разного возраста в данном районе. Выполняя эту операцию, исследователь устанавливает, что серийные и климаксовые сообщества различны в разных местообитаниях изучаемого района. При объединении разных сообществ в одну серию климаксовые сообщества могут быть идентифицированы по максимальным

высоте и биомассе для данной серии и по наличию самовосстанавливающихся популяций. Таким путем можно обнаружить климаксы, если, разумеется, они еще сохранились в районе исследования.

3. Конвергенция климаксов в соответствующих местообитаниях. Климаксовые сообщества приспособлены к их особым условиям среды, к их местообитаниям, или биотопам. Сходные местообитания, например юго-западные склоны на гранитах в высотном поясе от 500 до 1000 м над уровнем моря, должны создавать условия для развития сходных климаксовых сообществ. В противоположность этому серийные сообщества, если они возникли в результате различных нарушений, происшедших в разное время, неодинаковы даже в условиях похожих местообитаний. Для установления климакса в поле мы можем использовать все эти свидетельства. Мы ищем сообщества, которые кажутся ненарушенными и имеют доминантами самовосстанавливающиеся виды (или есть основание полагать, что они способны к самовозобновлению), — сообщества, которые представлены максимальной биомассой и высотой в рассматриваемых условиях местообитания и которые сходны с другими такими сообществами в сходных местообитаниях в данном регионе.

Вопрос, как интерпретировать ландшафт в границах климаксовых сообществ, имеет ту сложность, что включает необходимость согласования двух подходов. Первый из них заключается в том, что сукцессии в пределах региона даже в совершенно различных местообитаниях до известной степени конвергентны. В лесных районах, например, сукцессии озер и болот, гарей и залежей, поверхности скал и отложений в речной долине — все заканчиваются стадией леса. Многие сукцессии данного района, имея самые разные начальные стадии, конвергируют в направлении к сходной, хотя и не идентичной, конечной стадии. Из таких наблюдений допустимо сделать вывод, что в пределах одного района все сукцессии должны неизбежно конвергировать к одному и тому же климаксовому сообществу, которое определяется климатом и которое может быть названо *климатическим климаксом*. Такая интерпретация (теория моноклимакса Клементса) сыграла огромную роль в развитии экологии и до сих пор, с некоторыми изменениями, приближающими ее ко второму подходу, используется некоторыми экологами. Модификация концепции распространяется на сообщества данной территории, которые, сохраняясь стабильными, в то же время не являются климатическими климаксами. Такие сообщества могут называться различными видами «субклимаксов», или «проклимаксов» в понимании Клементса.

Второй подход заключается в признании растительности одного района комплексом, который включает в себя, даже

в случае отсутствия нарушений его человеком, ряд типов стабильных сообществ. Различные стабильные сообщества встречаются в нормальных условиях по северным и южным склонам, на скальных породах разнообразного состава, формирующих почвы с разными характеристиками (например, известняки и граниты или песчаники и сланцы). Конвергенция в ходе сукцессий лишь частична, существенные различия сохраняются и в климаксах, развивающихся в разных местообитаниях. Любой район содержит много вариантов климаксовых сообществ, формирующих мозаику, которая соответствует мозаике местообитаний так же, как и различные серийные сообщества. В этой интерпретации (теория поликлимакса) стабильные и ненарушенные типы сообществ, наиболее широко представленные в различных местообитаниях, включая и те из них, которые характеризуются разного рода переходными условиями среды, могут быть названы «климатическим климаксом». Таким образом, стабильные сообщества и превалирующие в данном районе выявляются отдельно, но «климатический климакс» объединяет их. Прочие локальные климаксы распространены в местообитаниях с экстремальными топографическими условиями или в условиях специфических почв.

Возможна и третья точка зрения. Ненарушенные сообщества обычно переходят одно в другое по градиентам местообитаний. Климаксовая растительность, таким образом, не состоит из какого-то определенного числа четко отличимых типов климакса. Мы можем рассматривать третью точку зрения на климаксовую растительность как концепцию климакса-континуума. Климакс — это сообщество в устойчивом состоянии, признаки которого определяются свойствами его местообитания, или биотопа. Развивающиеся в этих условиях местообитания и сообщества переходят в другие, образуя экоклина. Несмотря на случаи нарушений и дискретности, климаксовые сообщества следует интерпретировать не как мозаику отграниченных друг от друга типов, а как сочетание сообществ, переходящих одно в другое в соответствии с изменением градиентов условий внешней среды. Такое распределение включает ряд различных типов сообществ, приспособленных к ряду топографических и почвенных условий данного района. В этом разнообразии, однако, можно видеть центральный или наиболее распространенный (в устойчивом состоянии ненарушенный) тип сообществ, который вбирает в себя наибольшее число климаксовых сообществ района и который занимает большую часть местообитаний, не являющихся в данном регионе экстремальными или по каким-либо причинам специфическими. Этот тип сообществ есть превалирующий, или климатический, климакс, и его можно рассматривать как отражение климата районов.

Концепция
избежали
интерпрет
выяснить
ношению
диентов
ния сообщ
обусловле
отношени
позволяю
вариабел
пень изме
рядов су
с другом
когда со
деленного
нивать в
роса о вл
максовые
развиваю
климакса
о широко
можно о
максы ка
ствующи
связь со
графичес

Почти
ном чело
естествен
вами, ме
щества п
там вне
щим гра
или экок
ношения
сообщест
ся гради
дов по г
различно
крывающ
ды эволю
шений как
ветственно

Концепции климакса и сукцессионных связей, хотя и не избежали некоторого влияния взглядов, связанных с их интерпретацией, все же весьма полезны. Они позволяют нам выяснить положение варьирующих сообществ района по отношению друг к другу вдоль градиентов сукцессии и градиентов местообитаний. Они помогают нам понять отношения сообществ в их развитии под влиянием нарушений, обусловленных деятельностью человека, и выявить взаимоотношения нарушенных сообществ и ненарушенных. Они позволяют при изучении сообществ лучше учитывать их вариабельность. Мы можем, таким образом, оценивать степень изменения местообитаний при исследовании временных рядов сукцессий, сравнивая сукцессионные сообщества друг с другом в условиях одного и того же типа местообитаний, когда сообщества развиваются в направлении одного определенного типа климакса. Равным образом мы можем оценивать временные изменения в сукцессии при изучении вопроса о влиянии местообитания, сравнивая между собой климаксовые сообщества (или сходные сукцессионные стадии), развивающиеся в различных местообитаниях. Концепция климакса позволяет нам также получить представления о широкой зависимости сообществ от условий среды. Это можно осуществить, если использовать превалирующие климаксы как средства абстракции от полной мозаики существующих сообществ, при этом мы можем устанавливать связь сообществ с климатом в главных экоклинах или географических континуумах.

Резюме

Почти в любом регионе Земли, не слишком видоизмененном человеком, можно наблюдать комплексную мозаику естественных сообществ и условий среды, или, иными словами, местообитаний этих сообществ. Местообитания и сообщества переходят соответственно одни в другие по градиентам внешней среды; градиент среды вкупе с соответствующим градиентом сообществ — это есть градиент экосистем, или экоклин. Методы исследования, выявляющие взаимоотношения градиентов среды, видовых популяций, признаков сообществ в экоклинах и в комплексе сообществ, называются градиентным анализом. При изучении распределения видов по градиенту выясняется, что их популяции занимают различное положение на градиенте и имеют широко перекрывающиеся колоколообразные кривые распределения. Виды эволюционируют в направлении дифференциации отношений как к местообитанию, так и к нише, что ведет соответственно к рассредоточению центров их распределения на

градиентах факторов среды. Видовое богатство жизни на Земле — продукт эволюции, включившей и дифференциацию ниш, и дифференциацию местообитаний в широких пределах условий среды и географических областей земного шара.

Характер растительности изучаемого района, как правило, определяется двумя или большим числом градиентов среды и экоклиндов; например, в горах это высота над уровнем моря и топографический градиент увлажнения. Экоклинды могут использоваться в качестве осей координат, по отношению к которым сообщества района образуют закономерную мозаику, и эту мозаику сообществ и экосистем мы можем сопоставить друг с другом путем оценки: 1) градиентов условий среды и местообитаний, 2) распределения видов, которые формируют совместно сложный популяционный континуум, 3) характеристик сообществ и 4) типов сообществ, которые мы можем различить. Подобную мозаику сообществ часто используют только в целях анализа стабильных, зрелых, или климаксовых, сообществ. В любых местообитаниях ландшафта климаксовые сообщества могут быть нарушены или же еще не развиты. В таких местообитаниях сообщества прогрессивно развиваются во взаимодействии и параллельно с изменением среды, то есть протекает сукцессия. В ходе сукцессии проявляется тенденция к возрастанию (хотя и с некоторыми исключениями) таких характеристик сообществ, как продуктивность, высота, масса, запас элементов питания, видовое разнообразие, относительная стабильность, а также к увеличению глубины и степени дифференциации почвенных горизонтов. Конечной стадией сукцессии является климаксовое сообщество с относительно стабильным видовым составом и с функцией устойчивого состояния, приспособленное к местообитанию и, по существу, не изменяющее его.

Сочетание сообществ ландшафта, таким образом, представляет мозаику переходящих друг в друга климаксовых сообществ, континуум которых может быть разорван местными резкими границами в топографии и в свойствах почв или какими-либо нарушениями и серийными сообществами. Однако в целом вполне возможно выделить климаксовое сообщество, как занимающее центральное положение в диапазоне изменений и являющееся наиболее распространенным среди стабильных сообществ данного района. Такой главный тип сообществ для данного района называется превалирующим, или климатическим, климаксом. Превалирующий климакс приспособлен к климату района, и, изучая превалирующие климаксы, мы можем выявить отношения сообществ к условиям среды, в частности к климату, на примере сменяющих друг друга по широте и высоте экоклиндов. Градиент в направлении от лесов к дубовым редколесьям,

к злак
количе
ренного
гиона.
не, ес
видово
адапта
органи
форми
земног
рые им
виям
тация
может
ных э
мозаик

к злаковникам и, наконец, к пустыне, идущий по градиенту количества осадков при движении на запад в условиях умеренного климата США,— это главный экоклин данного региона. Каждый из четырех типов сообществ на этом эоклине, если их выделять по характеру структуры, а не по видовому составу,— это формация, или биом. Конвергентная адаптация к условиям внешней среды проявляется среди организмов любого сообщества: сходные типы сообществ формируются в сходных условиях среды в разных частях земного шара. Группы сообществ разных континентов, которые имеют сходную структуру в адаптации к сходным условиям среды,— это типы формаций, или типы биомов. Адаптация к климату естественных сообществ всего земного шара может быть представлена как мозаика типов биомов (и главных эоклинов, соединяющих их), которая соответствует мозаике климатических градиентов.

Глава 5

Продукция

Земля освещается солнечным светом, энергия которого составляет в среднем $700 \text{ ккал/см}^2 \cdot \text{сутки}$ (имеется в виду поток солнечной радиации любой длины волны на границе атмосферы). Около $55 \text{ ккал/см}^2 \cdot \text{год}$ энергии видимой части спектра достигает поверхности Земли. Когда комбайны движутся по полю, когда траулер поднимает свои сети из моря, когда проводится рубка леса, то в любом случае это означает, что человек собирает урожай органического вещества. Солнечный свет и сбор урожая связаны функцией экосистем — способностью накапливать энергию в органическом веществе, иначе, продуктивностью, от размеров и динамики которой полностью зависит жизнь всего сущего на Земле, и в том числе человека. Продуктивность — наиболее важный показатель природных сообществ. Вполне понятно поэтому, что нам необходимо уделить этой категории самое пристальное внимание и рассмотреть способы измерения продуктивности, ее величину в различных сообществах, ее использование растениями и другими организмами и ее общее количество на земном шаре.

Измерение продукции

Первичная продуктивность — это скорость, с которой в ходе фотосинтеза солнечная энергия связывается в органическом веществе на единице земной поверхности за единицу времени¹. Чаще всего ее выражают как количество сухого органического вещества в $\text{г/м}^2 \cdot \text{год}$, или как энергию в $\text{ккал/м}^2 \cdot \text{год}$. Продуктивность, то есть скорость создания органического вещества, следует отличать от количества органического вещества, находящегося в момент наблюдения на единице площади земной поверхности. Эта величина носит название урожая на корню, или *биомассы*,

¹ Правильнее говорить о продукции, а не о продуктивности, поэтому далее в тексте мы предпочитаем использовать именно этот термин. — Прим. ред.

и обычно выражается в г/м^2 , кг/м^2 или т/га . Первичная продукция — результат фотосинтеза зеленых растений (включая и те водоросли, у которых зеленый цвет хлорофилла маскируется другими пигментами). Фотосинтез бактерий и хемосинтез могут также участвовать в создании первичной продукции, но роль их обычно невелика. Зеленые растения расходуют часть создаваемого ими органического вещества на дыхание. Общее количество энергии, которое связывается в органическом веществе зеленых растений в расчете на единицу площади и за единицу времени, называется *валовой первичной продукцией*. Количество синтезированного органического вещества, или связанной в нем энергии, на единицу поверхности Земли за единицу времени, которая остается после вычета расходов на дыхание, называется *чистой первичной продукцией*. Человек и другие животные могут пользоваться только чистой первичной продукцией. Продукция гетеротрофных организмов, животных и сапробов сообщества носит название *вторичной продукции*.

Описание некоторых способов измерения этих показателей пояснит их сущность. Может быть определена, например, чистая первичная продукция поля фермы, засеянного зерновыми культурами. По окончании вегетационного сезона растения убираются вместе с корнями с определенного количества учетных площадок. (На самом деле такую работу следует проводить несколько раз за сезон, с тем чтобы учесть опад старых листьев, потери массы, поедаемой насекомыми, продукцию сорняков и т. д.) Растения высушиваются и взвешиваются по фракциям. Могут быть получены следующие данные. Чистая продукция в граммах = стебли (148) + листья (72) + цветки и плоды (87) + корни (46) + потери от насекомых (2) — вес семян, использованных для посева (5) = 350 г сухого вещества на 1 м^2 за год = $1500 \text{ ккал/м}^2 \cdot \text{год}$. (Энергия, заключенная в единице веса сухого вещества различных тканей, измеряется в калориметрических бомбах. Ткани наземных растений содержат в среднем около 4,25 ккал на 1 г сухого вещества, крупные водные растения — 4,5, планктон — 4,9 и ткани животных около 5,0 ккал/г сухого вещества. При определении общей валовой продукции возникают сложности, которые обусловлены связями фотосинтетической энергии с ассимиляцией CO_2 и связыванием АТФ, дыханием на свету и в темноте и эквивалентами продукции сухого вещества, что в этой книге не рассматривается.)

Метод, заключающийся в оценке урожая, наиболее прост и приемлем для сообществ однолетних растений, когда урожай можно учесть полностью. Такой же подход возможен и при оценке продуктивности природных травяных ценозов, хотя и с рядом осложнений, которые возникают в связи

с тем, что некоторые части растений (корни, корневища и т. д.) живут дольше, чем один год. Продуктивность лесных культур, в которых все деревья одновременно посажены человеком, также может быть оценена методом учета урожая. Для этого нужно изучить две посадки одного и того же вида деревьев в возрасте, например, 40 и 50 лет, высаженных в непосредственной близости в одних и тех же почвенных условиях. На учетных площадках, заложенных в каждой из посадок, спиливается несколько деревьев, их корни выкапываются, и данные о сухом весе этих экземпляров (включая и корни) пересчитываются на единицу площади. Разность между оценками биомассы на двух участках, разделенная на 10, и является неполным выражением средней чистой первичной продукции за год. Этот результат следует откорректировать для более точной оценки годовой продукции с учетом потерь листьев, цветков, плодов, массы, съеденной животными, а также опада при отмирании ветвей и корней и в связи с гибелью целых деревьев, если таковая имела место. Специальные определения делают такую коррекцию вполне возможной.

При изучении чистой продукции природных лесов и кустарниковых сообществ, образованных растениями разного возраста, необходимо применение различных методов. Измерение продуктивности лесов включает следующие элементы.

1. Определение на пробной площадке для каждого дерева высоты, а также диаметра и скорости нарастания древесины на высоте груди.

2. Спиливание модельных деревьев с целью определения сухого веса фракций — древесины ствола и коры ствола, древесины ветвей и коры ветвей, сучьев и листьев, корневой шейки и корней, цветков и плодов. Для каждой фракции вычисляется чистая годовая продукция. Одновременно измеряются другие представляющие интерес для исследователя показатели: объем ствола, площадь поверхности листьев и коры, содержание хлорофилла и пр.

3. Вычисление логарифмической регрессии для выборки модельных деревьев с целью выяснения отношения биомассы и продукции каждой фракции к диаметру на высоте груди или другим измерениям дерева.

4. Использование затем регрессии для расчета по диаметру вероятной биомассы и продукции для каждого дерева на учетной площадке (пункт 1). Эти оценки суммируются, и таким образом выявляется биомасса и продукция деревьев на единицу площади изучаемого леса.

5. Раздельные определения биомассы и продукции кустарников и трав. Крупные кустарники оцениваются тем же методом, как и деревья. Учеты мелких кустарников и трав проводятся путем срезания текущего прироста биомассы на

Чистая
дубо
и кли
На

Чистая
и биом
(сухой
Чистая
для ра
Процент
фракций:
древеси
кора ст
древеси
листья
плоды
корни

Коэффици
биомасс
Индекс
 $\text{м}^2/\text{м}^2$
Индекс по
Хлорофил
Затраты
вая про
Возраст я
Средняя в

¹⁾ Данн
well, «Jou
совому лесу

небольш
и биомас
В та
дукции
собами.
Чиста
ства для
точно ти
леса име
и меньше
и показан
валовой п
мена. Побе

Таблица 5-1

Чистая продукция и биомасса в лесах умеренной зоны: молодой дубово-сосновый лес в Брукхейвене (Лонг-Айленд, Нью-Йорк) и климаксовый листопадный лес в горном ущелье на территории Национального парка Грейт-Смоки-Маунтинс (Теннесси)¹

	Дубово-сосновый лес		Климаксовый лес	
	чистая продукция	биомасса	чистая продукция	биомасса
Чистая продукция ($\text{г/м}^2 \cdot \text{год}$) и биомасса (кг/м^2) для деревьев (сухой вес)	1060	9,7	1300	58,5
Чистая продукция и биомасса для растений нижних ярусов	134	0,46	90	0,135
Процентное участие разных фракций:				
древесина ствола	14,0	36,1	33,3	69,3
кора ствола	2,5	8,4	3,7	6,3
древесина и кора ветвей	23,3	16,9	13,1	10,3
листья	33,1	4,2	29,1	0,6
плоды и цветки	2,1	0,2	1,8	0,03
корни	25,1	34,2	19,0	13,5
Коэффициент аккумуляции биомассы	8,5		43,5	
Индекс листовой поверхности, $\text{м}^2/\text{м}^2$	3,8		6,2	
Индекс поверхности коры, $\text{м}^2/\text{м}^2$	1,5		2,1	
Хлорофилл, г/м^2	1,9		2,2	
Затраты на общее дыхание/валовая продукция	0,80		1,0	
Возраст яруса деревьев, годы	40—45		150—400	
Средняя высота деревьев, м	7,6		34	

¹) Данные для Брукхейвенского леса из: R. H. Whittaker, G. M. Woodwell, «Journal of Ecology», 56, 1968, p. 1—25; 57, 1969, p. 157—174. Данные по климаксовому лесу получены автором: R. H. Whittaker, «Ecology», 47, 1966, p. 103—121.

небольших площадках и определения соотношения прироста и биомассы растений и продукции.

В табл. 5-1 приведены данные о чистой первичной продукции лесов, которая учитывалась описанными выше способами.

Чистая продукция, равная $1200 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ сухого вещества для деревьев и растений нижних ярусов,— это достаточно типичная оценка для лесов умеренной зоны. Спелые леса имеют большее участие в биомассе фракции стволов и меньшее — ветвей, сучьев, листьев и корней, как это и показано в табл. 5-1. Желательно также провести оценку валовой продукции, что возможно путем измерения газообмена. Побег с листьями помещают в прозрачную пластико-

вую камеру и измеряют количество CO_2 в воздухе, поступающем в камеру и выходящем из нее. Поглощение CO_2 при этом должно корректироваться с учетом количества CO_2 , которое выделилось вследствие дыхания за время опыта. На основе таких измерений, экстраполированных от одной веточки в камере на всю листву всех уровней леса и на весь вегетационный сезон, можно вычислить объем валовой продукции. Валовая продукция дубово-сосновых лесов может быть оценена как (в $\text{г/м}^2 \cdot \text{год}$):

Валовая продукция = чистая первичная продукция + расходы на дыхание растений

2650

1200

1450

Таким образом, лесные растения затрачивают на дыхание 55% валовой продукции, оставшиеся 45% доступны для животных и для разложения бактериями и грибами. Чистая продукция климаксового леса в $1390 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ при затратах на дыхание в размере 60% валовой продукции позволяет оценить эту валовую первичную продукцию как $3500 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$.

В некоторых случаях определение валовой продукции проводится по суточной кривой уровня CO_2 в ценозе. В дубово-сосновом лесу, например, воздух в некоторые ночи опускается вниз в результате температурной инверсии (температура возрастает от почвы вверх к древесному пологу). В этом случае CO_2 , выделяемый при дыхании, скапливается ниже инверсионного слоя и его количество можно измерить. Обобщая результаты изучения распределения CO_2 в зависимости от температуры среды в разные сезоны года, можно получить приближенные оценки интенсивности дыхания всего сообщества в целом. Так, затраты на дыхание для дубово-соснового сообщества составляют $2110 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$. Измерения в газовой камере показывают, что непосредственно растения расходуют на дыхание $1450 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$. Разница между этими двумя цифрами, равная $660 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$, есть результат дыхания животных и сапробов.

До 8% веса листьев в лесу поедается насекомыми. Поскольку листья образуют 33% чистой продукции, то 8% веса листьев составляют менее чем 3% чистой продукции, которые и расходуются на питание насекомых. Во многих лесах доля листьев, поедаемая насекомыми, меньше и составляет от 1 до 5% веса листьев. Дополнительное потребление урожая связано с поеданием кустарников оленями, корней — роющими животными, древесины — насекомыми, а также с потреблением опада листьев почвенными животными. В Брукхейвенском лесу потребление первичной продукции животными, видимо, составляло менее 10%, оставшаяся часть использовалась сапробами (бактериями и грибами).

или расходовалась на увеличение биомассы растений. Обобщим эти измерения и оценки в продукционный баланс леса (в г/м²·год):

Валовая продукция	Дыхание растений	Дыхание сапробов	Дыхание животных	Аккумуляция биомассы
2650	= 1450	+ 580	+ 80	+ 540

Аккумуляция биомассы — это прирост количества органического вещества, равный разнице между валовой первичной продукцией и общими затратами органического вещества на дыхание сообщества. Эта разница называется также *чистой продукцией экосистемы*, но этот термин совершенно отличен от понятия чистая первичная продукция. В климаксовых сообществах, таких, например, как лес, охарактеризованный в табл. 5-1, чистая первичная продукция может быть высокой (1390 г/м²·год), однако чистая продукция экосистемы в этом случае равняется или приближается к нулю, так как валовая первичная продукция и общие расходы сообщества на дыхание примерно одинаковы.

Газовый метод оценки продукции может быть применен также для изучения продуктивности сообщества планктона в форме метода светлых и темных бутылок. Две бутылки, у одной из которых стенки прозрачные, а у другой светонепроницаемые, заполняются на определенной глубине водой с содержащимся в ней планктоном и плотно закрываются, некоторое время выдерживаются на глубине, а затем извлекаются на поверхность для определения содержания количества кислорода в воде. Уменьшение количества кислорода в темной бутылке по сравнению с содержанием его в том же объеме воды в начале эксперимента служит показателем интенсивности дыхания планктонных организмов, заключенных в бутылке. Возрастание содержания кислорода в светлой бутылке обусловлено кислородом, выделенным в ходе фотосинтеза. (Показатель несколько занижен, так как планктонные организмы в то же самое время использовали некоторое количество кислорода и для дыхания.) Сумма кислорода, увеличившегося в светлой и уменьшившегося в темной бутылке, отражает валовую продукцию. (Сумма кислорода может быть умножена на 0,375, это сделает ее эквивалентной ассимиляции углерода, и тогда эти оценки можно объединить для различных горизонтов водоема в течение суточного цикла и также для всего года. Кислород в некотором объеме потребляется бактериями, расположенными на поверхности сосудов, поэтому величина ошибки измерения возрастает при увеличении времени, пока сосуды остаются закрытыми.)

Можно также рассчитать продукцию планктона, измеряя количество потребленного ими CO₂, меченного радиоактивным

изотопом углерода C^{14} . Пробы планктона в воде с известной концентрацией CO_2 насыщаются меченым $^{14}CO_2$ и выдерживаются на определенной глубине или в условиях контролируемого освещения. Фильтруя планктон из воды и измерив содержание в нем C^{14} , можно вычислить усвоение углекислоты за определенный отрезок времени. Получение точных результатов осложняется выделением в воду части радиоактивной $^{14}CO_2$ в процессе дыхания и в виде органических соединений. Метод учета продуктивности с использованием изотопа углерода C^{14} дает данные, которые занимают промежуточное положение между валовой и чистой продукцией: они ближе к валовой продукции за короткий период учета (один—три часа) и приближаются к чистой продукции при более длительном периоде наблюдений (один—три дня). Этот метод стал стандартным при измерении продуктивности морского планктона и является для этих условий более точным, чем метод темных и светлых бутылок. Для некоторых водных сообществ можно использовать и метод построения суточной кривой продуктивности. Возможно также измерение продукции, основанное на определении количества хлорофилла в сообществе и одновременном учете скорости ассимиляции углерода на единицу хлорофилла при различной интенсивности освещения. Но этот метод может дать неудовлетворительные результаты из-за того, что у разных видов скорость ассимиляции различна и, более того, она варьирует для листьев разных высотных уровней в пределах данного сообщества.

Поскольку основой жизнедеятельности является энергия, накопленная в ходе образования валовой первичной продукции, ее измерение очень желательно. Однако измерить валовую первичную продукцию (или дыхание растения, затраты на которое необходимо добавить к чистой первичной продукции, чтобы получить данные о валовой продукции)— это, в общем, достаточно трудное дело. Некоторые результаты по оценке дыхания у растений наземных сообществ показаны на рис. 5-1. Доля валовой первичной продукции, которая расходуется на дыхание, возрастает при увеличении температуры и биомассы наземного сообщества. Того, что интенсивность дыхания пропорциональна температуре, следовало ожидать из-за эффекта влияния температуры на метаболические процессы. У древесных растений повышение расхода на дыхание при увеличении их биомассы происходит в результате возрастания отношения дышащей, но нефотосинтезирующей древесной ткани к фотосинтезирующей ткани листьев. Планктон расходует на дыхание энергию порядка 30—40 % от валовой первичной продукции. Данные более многочисленных измерений чистой первичной продукции будут приведены ниже. Несмотря на большой

Рис. 5-1
аккумуля-
ной про-
ле). Кру-
тропичес
расходу-
(слева—
10—40 е

интерес
энергии
больши
ная про
прочие
на осно
путем с
жащаяс
эквивал
зуемая
жанию
сообщес
питания
веществ
требляем
Полу
сапробов
дукции.
образова
мы, изме
или в ка
единицу п

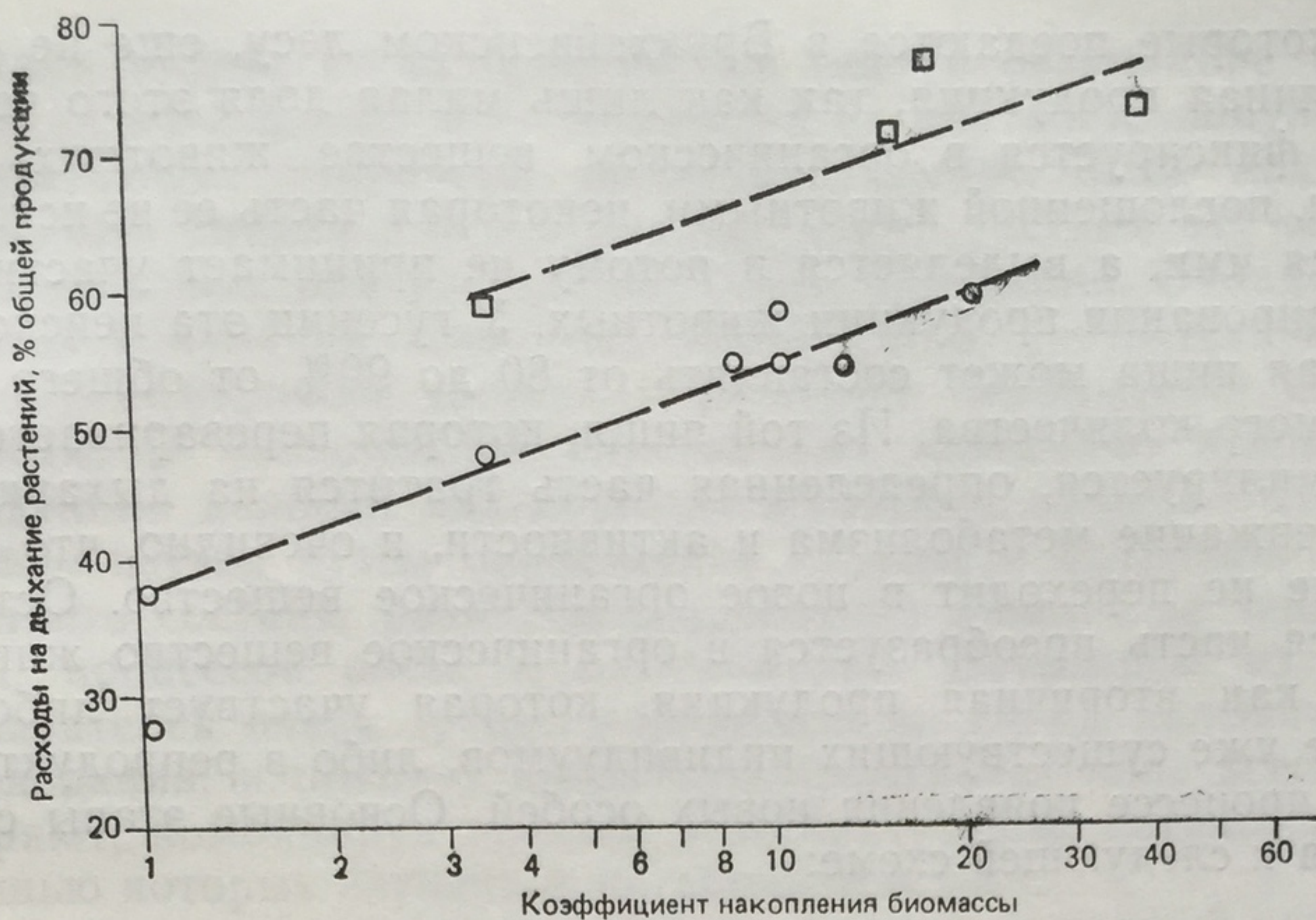


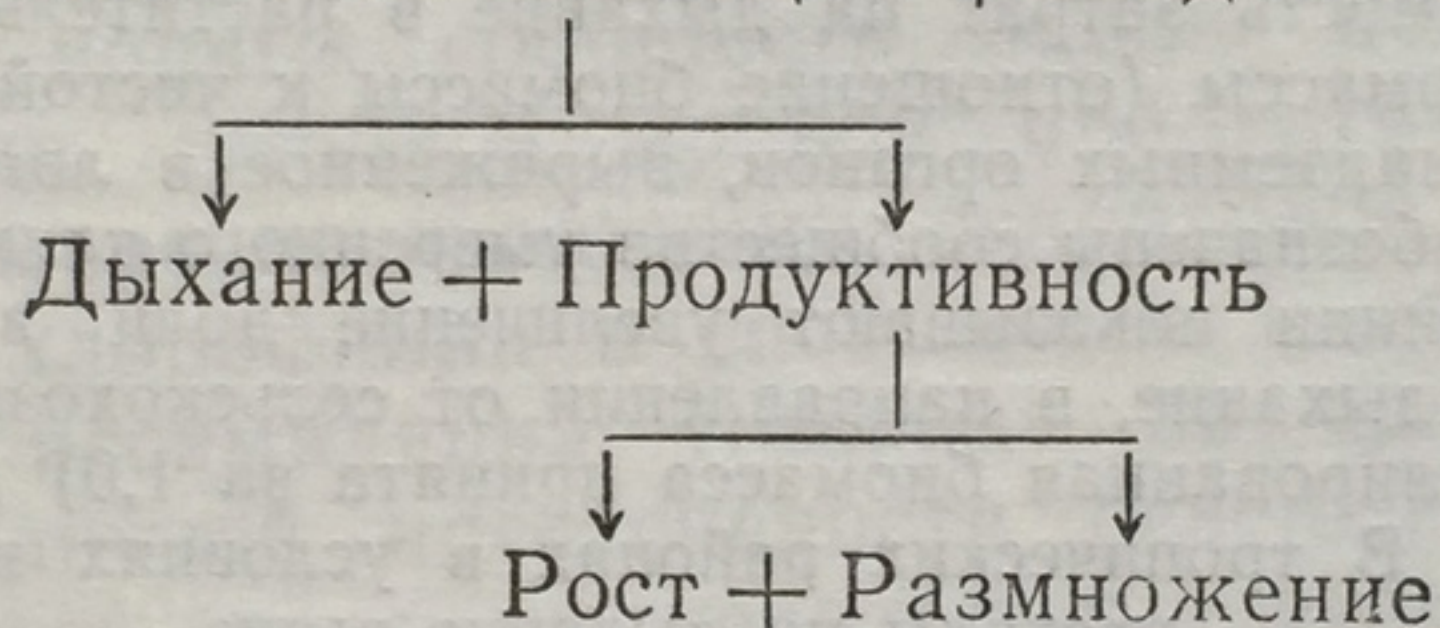
Рис. 5-1. Зависимость затрат на дыхание в растительном сообществе от аккумуляции биомассы (отношение биомассы к чистой ежегодной первичной продукции надземных органов, выраженное в логарифмической шкале). Кружками обозначены сообщества умеренного климата, квадратами — тропического. Линии показывают увеличение доли валовой продукции, расходуемой на дыхание, в направлении от сельскохозяйственных посевов (слева — аккумулятивная биомасса принята за 1,0) до лесов (справа — 10—40 единиц). В тропических районах в условиях высоких температур расходы на дыхание выше.

интерес к измерениям валовой первичной продукции и потока энергии, который протекает через экосистему, фокусом для большинства исследований является именно чистая первичная продукция, выраженная в $г/м^2 \cdot год$ сухого вещества. Все прочие измерения продукции могут быть выполнены именно на основе этого показателя: валовая первичная продукция — путем определения интенсивности дыхания; энергия, содержащаяся в продукции, — переводом в калориметрические эквиваленты; продукция фиксированного углерода (используемая при исследовании водных сообществ) — по содержанию углерода в сухом органическом веществе; биомасса сообществ — по скорости аккумуляции; циклы элементов питания — по содержанию этих элементов в органическом веществе; вторичная продукция — по учетам биомассы, потребляемой животными.

Получение данных о вторичной продукции животных и сапробов — более сложная задача, чем учет первичной продукции. Вторичную продуктивность определяют как процесс образования гетеротрофными популяциями новой протоплазмы, измеряемой в граммах сухого органического вещества или в калориях эквивалентной им энергии в расчете на единицу площади и за единицу времени. Те 8% листовой мас-

сы, которые поедаются в Брукхейвенском лесу, еще не есть вторичная продукция, так как лишь малая доля этого вещества фиксируется в органическом веществе животных. Из пищи, поглощенной животными, некоторая часть ее не используется ими, а выделяется и потому не принимает участия в формировании продукции животных. У гусениц эта неиспользуемая пища может составлять от 80 до 90% от общего поедаемого количества. Из той пищи, которая переваривается и ассимилируется, определенная часть тратится на дыхание и поддержание метаболизма и активности, и очевидно, что она также не переходит в новое органическое вещество. Оставшаяся часть преобразуется в органическое вещество животных как вторичная продукция, которая участвует либо в росте уже существующих индивидуумов, либо в репродуктивном процессе появления новых особей. Основные этапы сводятся к следующей схеме:

Поедание = Ассимиляция + Выделение



Органическое вещество, выделенное при экскреции, очень сложно отразить на этой схеме, поскольку в экскрементах могут содержаться или не содержаться продукты органического синтеза. Птицы и млекопитающие, как и некоторые другие животные, достигая размеров взрослой особи, далее прекращают свой рост. Когда животное выросло, вся ассимилированная с пищей энергия затрачивается только на дыхание и поддержание активности, включая поддержание температуры у теплокровных животных. Рост более не происходит. Вторичная продукция таких индивидуумов животных, если они не размножаются, равняется нулю. Популяции, однако, включают также растущие и размножающиеся особи, поэтому обычно популяция имеет некоторую доступную для измерения вторичную продукцию. Вторичная продукция популяции соответствует чистой продукции растений, но термины *чистая* и *валовая* обычно для описания этой вторичной продукции не применяются. Эквивалентным понятием валовой продукции растений является общая ассимиляция животных.

Иногда в популяциях животных имеется один или несколько хорошо различимых возрастных классов, рост которых может быть прослежен. Допустим, например, что популяция рыб одного и того же возраста наблюдается во время

учета в пр
стает от го
соответств
часть рыб
следует уч
многих по
методу
годным. В
продукции
тально изу
растного с
ции, проц
показателе
следования
меряют, ко
мощью кот

Наприм
ляра на 1
полевом и
ные исслед
0,28 г трав
переходит
из них 34%
зование вт
составляет
ные варьир
былки. Оце
нировались
кобылки: о
ричная про
добных изм
рой залежи
стоногие по
земной мас
принять, ч
травоядные
29 г/м². год,

поедание	
29	
135	
Желательн грибов и бакте	

учета в пруду; тогда средний вес одного экземпляра нарастает от года к году и, умноженный на плотность популяции, соответствует вторичной продукции рыбы. Если какая-то часть рыб умерла в период между двумя учетами, эту потерю следует учесть при расчете величины продукции. Однако для многих популяций животных такой метод, соответствующий методу исчисления урожая у растений, оказывается непригодным. В большинстве случаев для измерения вторичной продукции каждый вид крупных животных должен быть детально изучен путем определения плотности популяции, возрастного состава, размеров потребления пищи и ее утилизации, процессов роста и размножения. Некоторые из этих показателей очень трудно определить во время полевого исследования, и поэтому вторичную продукцию чаще всего измеряют, комбинируя полевые и лабораторные методы, с помощью которых изучается метаболизм и рост.

Например, популяция кобылки имеет плотность 3 экземпляра на 1 м^2 , и ее индивидуумы (67 мг весом каждый) при полевом измерении имеют биомассу 200 мг/м^2 . Лабораторные исследования показали, что кобылка ежедневно поедает 0,28 г травы на каждый грамм живого веса и что 62% пищи переходит в экскременты и только 38% усваивается, причем из них 34% расходуется на дыхание и только 4% — на образование вторичной продукции. Вторичная продукция кобылки составляет $200 \text{ мг} \times 0,28 \times 0,04 = 2,2 \text{ мг/м}^2 \cdot \text{день}$. Эти данные варьируют в зависимости от сезона года и возраста кобылки. Оценки, проводившиеся в разное время года, комбинировались для получения годовой продукции популяции кобылки: общая ассимиляция составила $1,1 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ и вторичная продукция — $0,12 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$. При использовании подобных измерений и расчетов для сообщества травяной старой залежи в штате Теннесси было установлено, что членистоногие потребляют 10,6% чистой первичной продукции надземной массы, или $270 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ ($1274 \text{ ккал/м}^2 \cdot \text{год}$). Если принять, что для образования вторичной продукции эти травоядные (и поедающие их хищники) используют $29 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$, то получается следующая картина:

Травоядные				Плотоядные
поедание	экскреция	дыхание	вторичная продукция	вторичная продукция
29 135	15 65	8 38	6 32	0,4 $\text{г/м}^2 \cdot \text{год}$ 2,3 $\text{ккал/м}^2 \cdot \text{год}$

Желательно также определить вторичную продукцию грибов и бактерий. Не так сложно измерить или вычислить

их расход на дыхание, но исключительно трудно оценить интенсивность роста размножения микроскопических клеток и нитей, дисперсно распределенных в почве или в воде природного сообщества. Но здесь есть смысл закончить этот раздел, а не обсуждать далее этих вопросов, так как они до конца еще не решены.

Продуктивность суши

Для создания продукции сообществами суши необходимы вода, свет, углекислый газ и элементы почвенного питания. Помимо того, на величину продуктивности влияют и сукцессионные процессы. Углекислый газ обычно доступен в количестве около 0,03% от состава газов атмосферы. Небольшие колебания содержания CO_2 в атмосфере, как известно, не могут существенно влиять на продуктивность наземных сообществ. Свет варьирует по интенсивности, качественным характеристикам, продолжительности экспозиции в связи с географической широтой, высотой над уровнем моря и климатом, но полагают, что, не считая длины вегетационного сезона, различия в радиации все же в меньшей степени влияют на продуктивность, чем другие факторы. Первыми по значимости факторами продуктивности называют влажность и температуру, вторыми — обеспечение элементами минерального питания и сукцессии.

Наземным растениям необходимо много воды для транспирации, поскольку для поглощения CO_2 устьица должны быть открытыми, а это ведет к потерям воды. Вода необходима растениям также и как часть протоплазмы, и для поддержания метаболизма, включая и фотосинтез, однако большая часть поглощенной растениями воды все же теряется ими на транспирацию. Многие растения транспирируют от 700 до 1000 г и более воды на каждый грамм чистой продукции. Некоторые растения сухих местообитаний имеют специальные фотосинтетические адаптации (C_4 и САМ) и могут обходиться меньшими количествами воды, затрачивая 50—300 г на каждый грамм чистой продукции, но даже подобная «эффективность» использования воды оценивается как высокая только при сравнении с другими растениями. Обеспеченность влагой для погашения таких потерь — основной детерминант продуктивности суши. В аридных климатах существует почти линейная зависимость между количеством осадков и чистой первичной продукцией, возрастающей с увеличением среднегодовой суммы осадков (рис. 5-2, осадки ниже 500 мм). В более влажных лесных районах такая линейная зависимость не проявляется и продуктивность как функция количества осадков возрастает до определенного

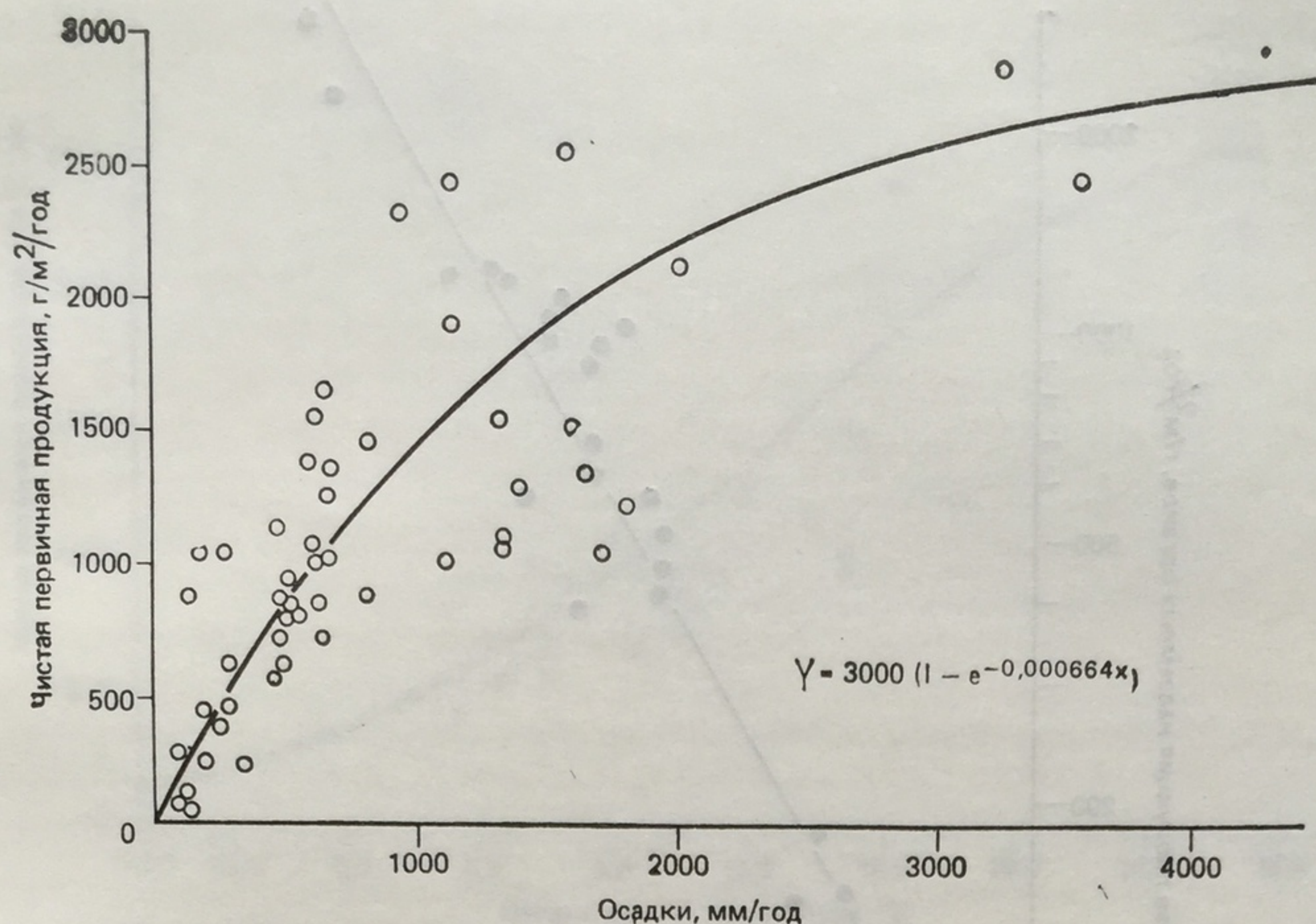


Рис. 5-2. Зависимость чистой первичной надземной и подземной продукции от осадков. (Н. Lieth. «Human Ecol.», 1, 1973, p. 303.)

уровня, а затем возрастает незначительно или совсем не увеличивается. Продуктивность, определяемая данным количеством осадков, может зависеть от сезонного распределения осадков, от средней температуры и годового цикла температур, уровня плодородия почвы и сукцессионного состояния сообщества. Эти и прочие факторы продуктивности вызывают широкое рассеивание точек на графике, как это показано на рис. 5-2. Поскольку потери воды через испарение и транспирацию меньше в холодном климате, одно и то же количество осадков в условиях холодного климата формирует растительность менее аридного характера, чем в теплом климате. Может быть установлена связь первичной продукции и действительной эвапотранспирации, то есть общего количества воды, которое почва теряет в ходе транспирации и испарения влаги с ее поверхности (рис. 5-3). В сухом климате эвапотранспирация может быть в основном равна сумме осадков, во влажном климате — эвапотранспирация меньше, чем количество выпадающих осадков, и увеличивается при повышении температуры.

Многие спелые стабильные леса в умеренном климате в благоприятных условиях произрастания имеют чистую первичную продукцию в размере от 1200 до 1500 г/м²·год. Меньше этого количества продуцируют многие леса холодных и сухих местообитаний; некоторые молодые леса и, вероятно, некоторые заболоченные и пойменные леса продуцируют больше. По-видимому, больше производят и многие

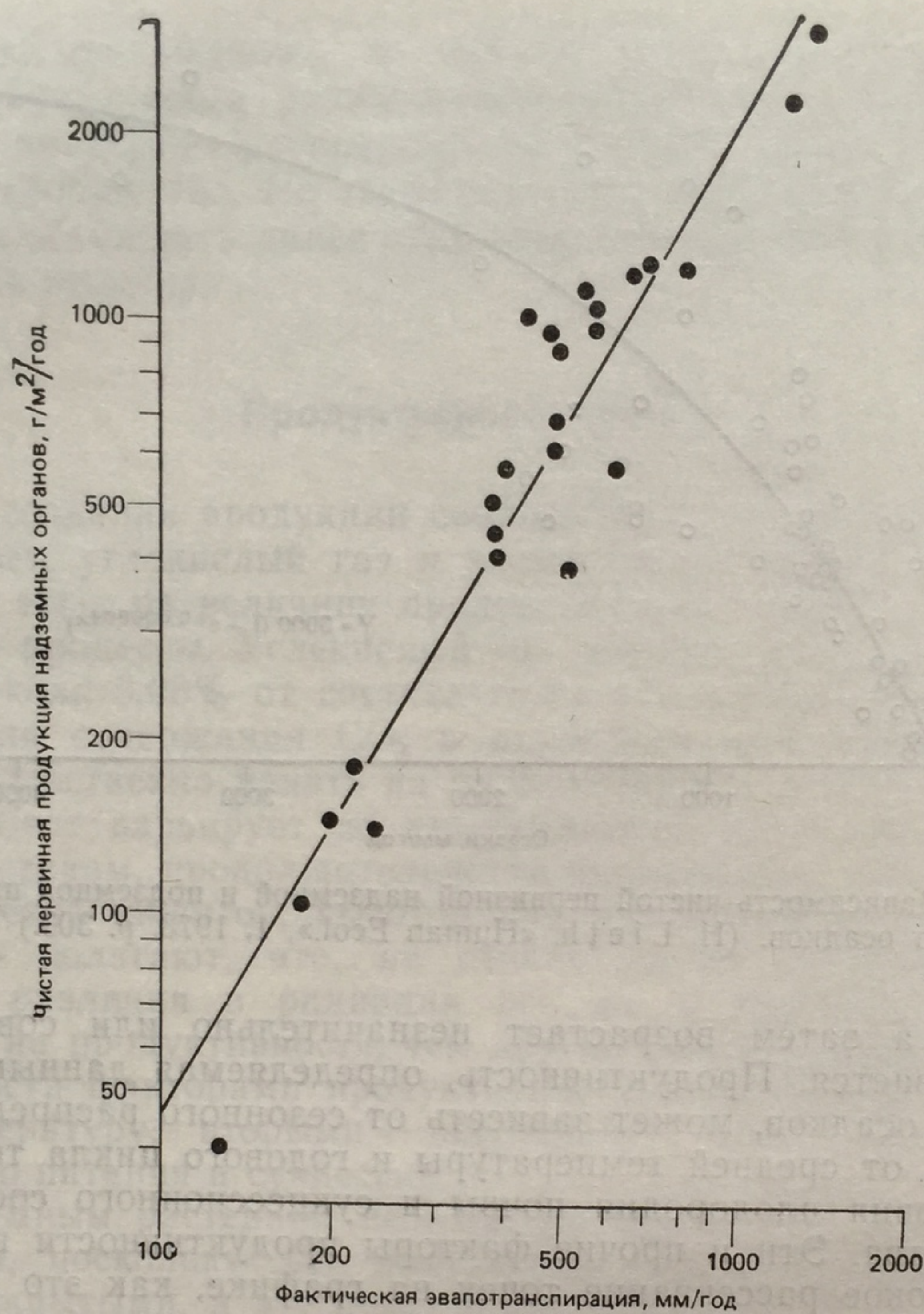


Рис. 5-3. Зависимость чистой первичной продукции от фактической эвапотранспирации. (M. L. Rozenzweig. «American Naturalist», 102, 1968, p. 102.)

тропические леса — вплоть до $3000 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$, а в некоторых случаях превышая и этот уровень. Мы должны принять диапазон $1000\text{—}2000 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ в качестве «нормы» чистой первичной продукции для условий благоприятного климата суши. (Леса — это наиболее обычные сообщества в условиях благоприятного климата, если они не нарушены или не испытывают влияния каких-то специфических факторов местобитания.) Мы можем обобщенно различать четыре уровня первичной чистой продукции наземных ценозов. «Нормальный» уровень продуктивности $1000\text{—}2000 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ включает многие леса, часть злаковников и высокоурожайные сельскохозяйственные культуры умеренной зоны. Большинство нелесных сообществ, однако, имеет более низкую продуктивность из-за недостатка воды или из-за холода и воз-

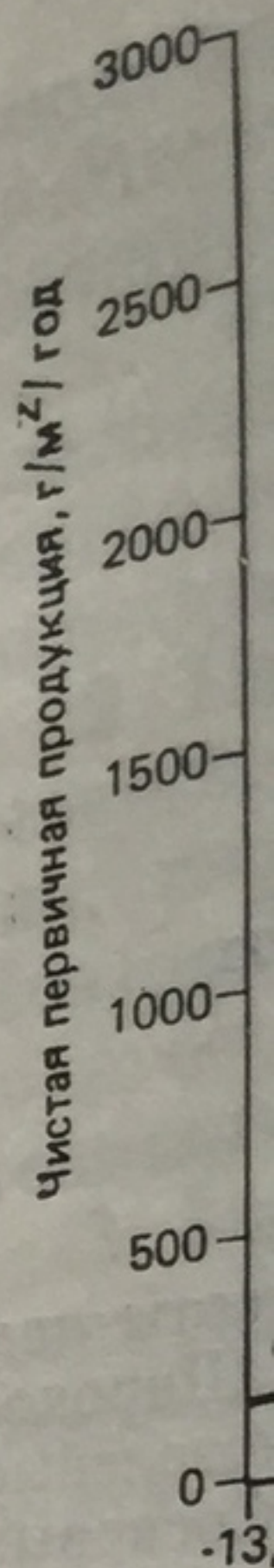


Рис. 5-4. Зависимость чистой первичной продукции от фактической эвапотранспирации.

действия в некоторых случаях превышают этот уровень. Мы должны принять диапазон $1000\text{—}2000 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ в качестве «нормы» чистой первичной продукции для условий благоприятного климата суши. (Леса — это наиболее обычные сообщества в условиях благоприятного климата, если они не нарушены или не испытывают влияния каких-то специфических факторов местобитания.) Мы можем обобщенно различать четыре уровня первичной чистой продукции наземных ценозов. «Нормальный» уровень продуктивности $1000\text{—}2000 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ включает многие леса, часть злаковников и высокоурожайные сельскохозяйственные культуры умеренной зоны. Большинство нелесных сообществ, однако, имеет более низкую продуктивность из-за недостатка воды или из-за холода и воз-

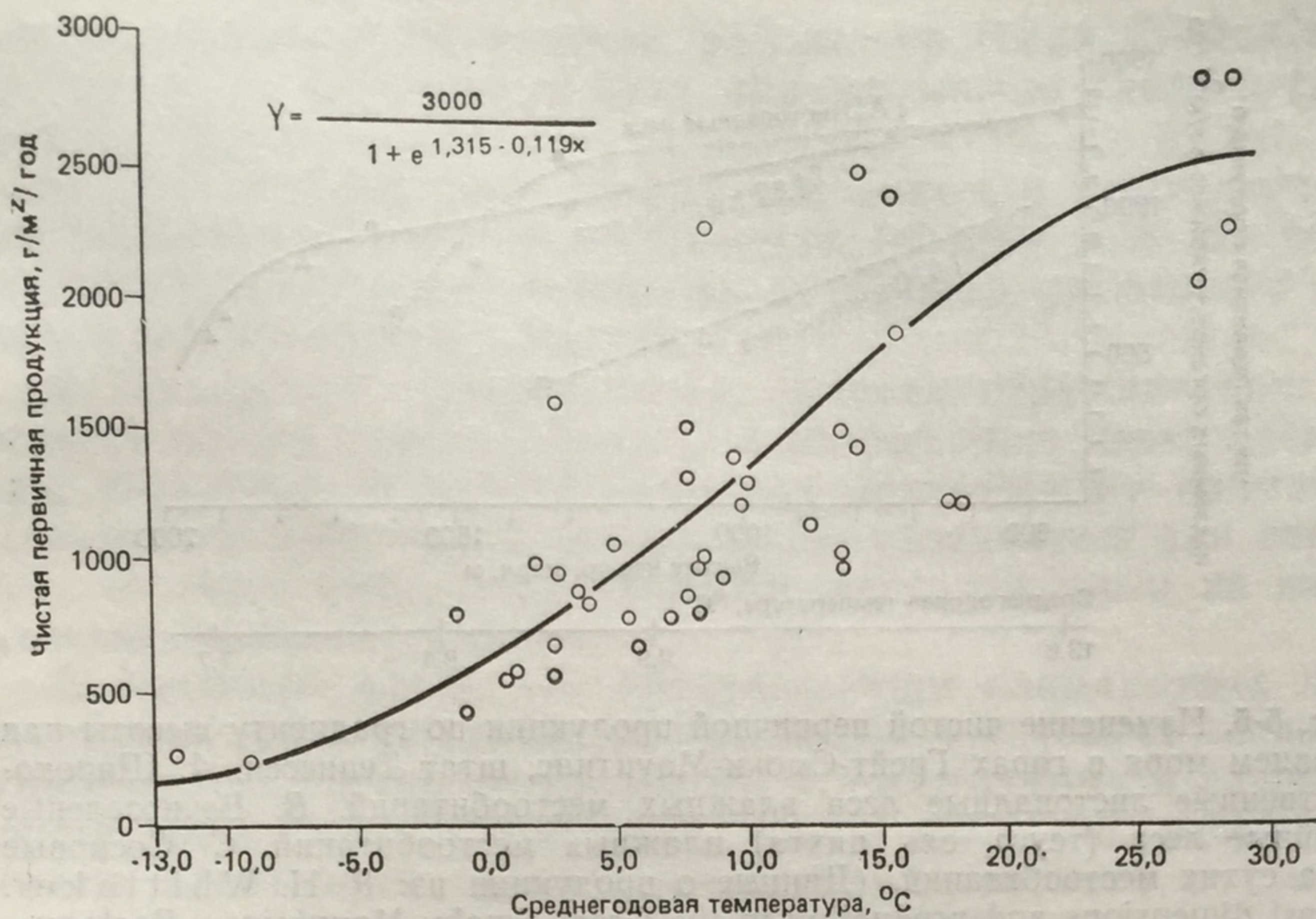


Рис. 5-4. Зависимость чистой первичной продукции надземных и подземных органов от среднегодовой температуры. (Н. Lieth. «Human Ecol.», 1, 1973, p. 303.)

действия других климатических факторов, а в некоторых случаях из-за условий минерального питания. Средний уровень 250—1000 г/м²·год объединяет как раз многие типы сообществ в таких лимитирующих условиях среды: редколесья, кустарники, злаковники и большинство зерновых культур. Наиболее низкий уровень продуктивности — от 0 до 250 г/м²·год — связан с сообществами, размещенными в еще более жестко лимитированных природных условиях, и включает пустыни, полупустыни и часть арктических тундр в менее благоприятных местообитаниях. В противоположность этим экстремумам существуют сообщества высшего уровня продуктивности — от 2000 до 3000 г/м²·год и даже несколько выше. Эта категория включает некоторые тропические дождевые леса, марши и сукцессионные сообщества наиболее благоприятных условий местообитания, так же как и некоторые сельскохозяйственные интенсивные культуры, возделываемые человеком, в первую очередь сахарный тростник и рис. Причина высокой продуктивности всех этих сообществ объясняется тем, что они приурочены к условиям, в которых самым различным образом сочетаются высокое обеспечение влагой, относительно высокая температура и непрерывное пополнение запаса элементов минерального питания.

Продуктивность убывает по градиенту температуры в направлении от тропиков к Арктике. На рис. 5-4 приведена та-

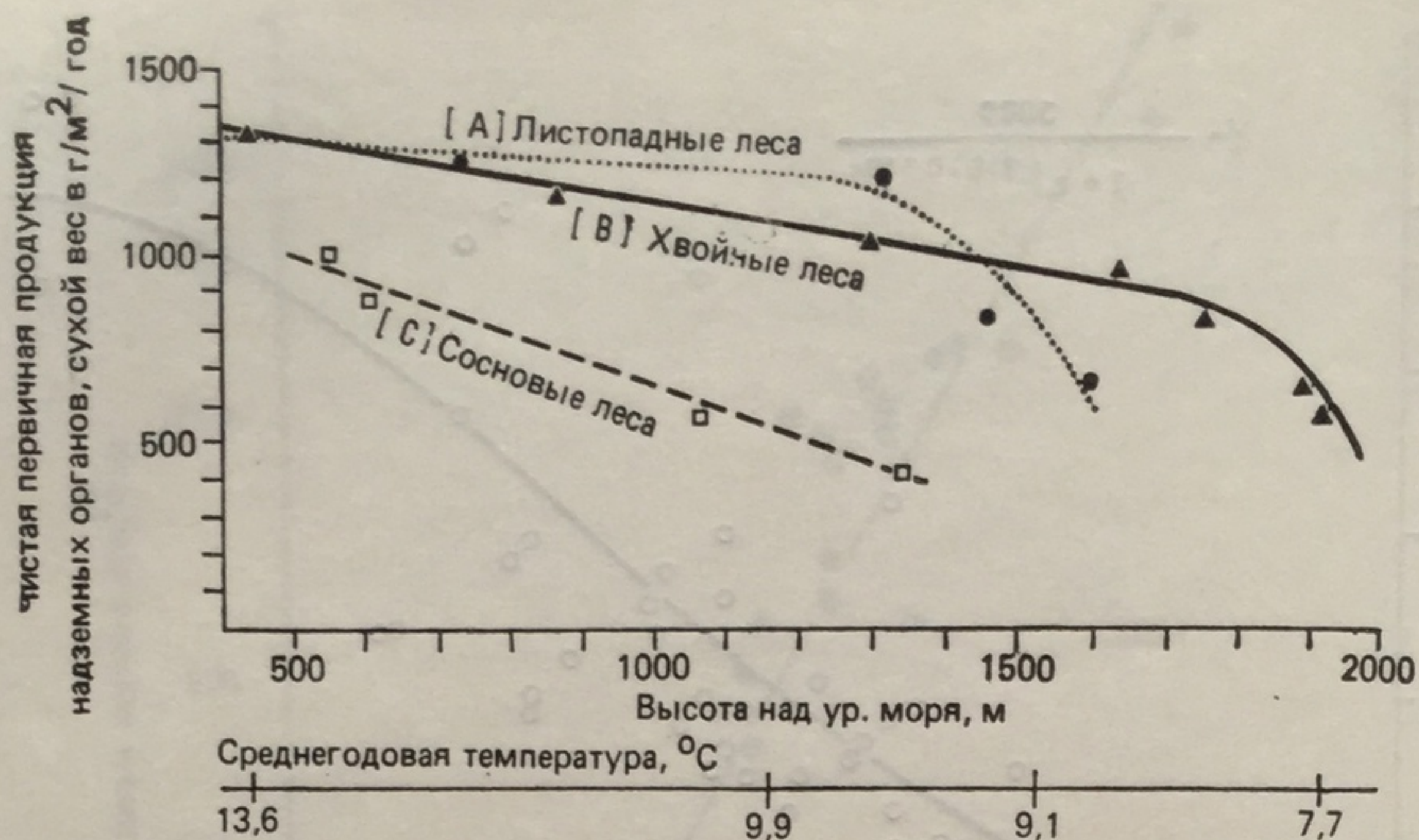


Рис. 5-5. Изменение чистой первичной продукции по градиенту высоты над уровнем моря в горах Грейт-Смоки-Маунтинс, штат Теннесси. А. Широколиственные листопадные леса влажных местообитаний. В. Вечнозеленые хвойные леса (тсуга, ель, пихта) влажных местообитаний. С. Сосновые леса сухих местообитаний. (Данные о продукции из: R. H. Whittaker. Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains, «Ecology», 47, 1966, p. 103—121; о температуре из: Shanks. «Ecology», 35, 1954, p. 354.)

кая обобщенная зависимость чистой первичной продукции наземных сообществ от среднегодовой температуры. Как и на рис. 5-2, высшая точка лежит на уровне около 3000 г/м²·год, который принят как основа для сопоставлений. Кроме того, как и на рис. 5-2, кривая линии неопределенной формы на рис. 5-4 проходит через точки, которые рассеяны в поле координат вследствие влияния иных, нежели температура, факторов. В центральной части кривой при повышении среднегодовой температуры на 10° продукция увеличивается более чем вдвое. Помимо температуры, в этом случае часто известное влияние оказывает укорочение вегетационного сезона в условиях холодных климатов. Кривая на рис. 5-4 может не отражать зависимости метаболизма от температуры, согласно правилу Вант Гоффа и Аррениуса. В каждой температурной зоне организмы вырабатывали в ходе эволюции приспособленность метаболических процессов и жизненных циклов в соответствии с температурным и сезонным циклами. Когда сравниваются сообщества, адаптированные к различным температурам, но во всем остальном сходные, то увеличение общего метаболизма растений сообщества, то есть первичной продукции, может быть значительно меньшим, чем его двух-трехкратное возрастание на каждые 10° среднегодовой температуры, как это должно бы быть в согласии с правилом Вант Гоффа. На рис. 5-5 приведены более детальные данные о зависимости чистой первичной продукции в лесах от высоты над уровнем

моря и температуры в одном районе — в горах Грейт-Смоки-Маунтинс. Из анализа этих данных можно сделать следующие выводы:

1. Чистая продукция стабильных лесов в относительно благоприятных условиях увлажнения (кривые А и В) конвергирует в широком диапазоне от теплого умеренного до холодного умеренного климата.

2. На кривых имеется точка, которая отражает начало резкого падения продуктивности в направлении низких величин, свойственных альпийскому или арктическому климату. Поэтому средняя продукция примерно удваивается при переходе от лесов высокогорий к лесам, расположенным на наименьших высотных уровнях.

3. Несмотря на то что продуктивности климаксовых листопадных и вечнозеленых лесов сходны в условиях теплого умеренного климата, при переходе к арктическому и альпийскому климатам вечнозеленые леса (тайга, тип биома 6) имеют адаптивные преимущества, выражающиеся в более высокой продукции (кривая В, 1500—2000 м).

4. В сосновых лесах сухих местообитаний (кривая С) взаимодействие факторов влажности и температуры (и, возможно, как следствие этого — различия почвенного плодородия) вызывает очень быстрое снижение продуктивности с высотой над уровнем моря.

Способ, посредством которого эти выводы должны быть распространены на тропики, еще не установлен. Однако, как показано на рис. 5-1, доля валовой продукции, которая расходуется на дыхание растений, возрастает с 50—60% у большинства лесов умеренной зоны до 70—80% в тропических лесах. По-видимому, чистая продукция многих климаксовых тропических лесов не превышает таковую у лесов умеренной зоны, распространенных в наиболее благоприятных условиях обитания, однако средняя и максимальная чистая продукция все же больше в тропиках. Валовая продукция климаксовых тропических лесов может быть значительно выше, особенно высокими могут быть валовая и чистая первичная продукция в тропических сукцессионных лесах.

Для биомассы, как и для продуктивности, достаточно четко проявляется общая тенденция ее снижения по градиентам увлажнения и температуры. Биомасса спелых лесов составляет большей частью от 20 до 60 кг/м², редколесий — от 4 до 20, кустарников — от 2 до 10, злаковников — от 0,5 до 3 и пустынь и тундр — от 0 до 2 кг/м². Биомасса спелых лесов в условиях тропиков не является самой высокой, диапазон ее изменения сходен в тропических и умеренных лесах, исключая наиболее мощные дождевые леса умеренного климата (тип биома 3). Низкая биомасса злаковников — это результат краткости жизни надземных частей растений,

адаптированных к пожарам. Если исключить злаковники, то возраст доминантов увеличивается по градиенту от пустынь в сторону климаксовых лесов (хотя некоторые растения редколесий, кустарников и пустынь могут быть очень старыми). Отношение биомассы к продуктивности хорошо выражается через коэффициент аккумуляции биомассы, который представляет собой частное от деления запаса биомассы в сухом веществе на чистую первичную продукцию. Этот коэффициент (для надземных частей растений) возрастает по ряду типов биомов суши, колеблясь от 2 до 10 в пустынях, от 1 до 3 — в злаковниках, от 3 до 12 — в кустарниках, от 10 до 30 — в мелколесьях и от 20 до 50 — в спелых лесах. Отношение продуктивности и аккумуляции биомассы к градиентам влажности и температуры отражает некоторые физиономические тенденции, рассмотренные в главе 4.

Высокая продуктивность некоторых наземных сообществ имеет двойное значение для человека. С одной стороны, это означает, что, применяя соответствующую технологию — обеспечение растений требуемым количеством воды и удобрений, — можно достичь в большинстве регионов Земли очень высоких урожаев без изменения естественных условий освещения, температуры и содержания CO_2 в атмосфере. В чисто теоретическом плане для нужд человека с поверхности суши возможно получить очень много чистой продукции. С другой стороны, наличие сравнительно небольших площадей сообществ наивысшей продуктивности обусловлено тем, что для того, чтобы создать их, необходимы особые условия, при которых устраняются естественные ограничения, сдерживающие продукционный процесс наземных сообществ. Только при использовании особой технологии, вложении больших средств и больших затратах энергии, при устойчивом орошении или постоянном внесении удобрений (или при комбинированном сочетании обоих приемов), при использовании особых сортов растений и защите от вредителей и болезней удастся создать наиболее благоприятные условия для получения высоких урожаев сельскохозяйственных культур. В настоящее время все лучшие земли уже заняты интенсивными культурами. Для многих территорий — особенно в тропиках, на Крайнем Севере, на горных склонах и в засушливых районах — или еще не разработана агротехника возделывания сельскохозяйственных культур, или нет условий для организации орошения. Ограниченное получение растениеводческой продукции в мировом масштабе связано с целым комплексом причин, среди которых: лимитирующие возможности условий среды и агротехники, политические, культурные и экономические факторы. Надежды получить при создании благоприятных условий среды высо-

кие урожаи казались заманчивой перспективой, но при их обосновании игнорировались трудности, связанные с необходимостью определенных затрат труда, уровнем развития науки, финансовыми и организационными моментами, низкими темпами роста продукции растениеводства и природными ограничениями, которые сдерживали этот рост.

Продуктивность морей

Поскольку на суше от обилия воды во многом зависит уровень продуктивности, то можно ожидать, что продуктивность водных сообществ должна быть высокой. Однако во многих случаях этого не наблюдается. Планктон открытых океанических пространств занимает большую часть земной поверхности по сравнению с другими типами фотосинтезирующих сообществ, вместе взятых, и поэтому его продуктивность представляет особый интерес для исследователей. Фотосинтезирующий планктон, или фитопланктон,— это тонкая суспензия клеток в приповерхностных водах морей. Эта экосистема в особенности удобна для количественного описания с учетом устойчивого равновесного потока элементов питания, контролирующего ее продуктивность. Дж. Стил и Г. Райли предложили уравнение, описывающее зависимость продуктивности морского планктона от величины потока питательных веществ. Мы воспользуемся этим подходом как примером приложения несложной математической модели к решению экологической проблемы, однако при обсуждении не станем анализировать математических выражений, заключенных в скобки. Рассмотрим динамику продуктивности в столбе воды ниже одного квадратного метра поверхности открытого моря.

Только в небольшой верхней части этого столба, через которую проходит солнечный свет, имеются условия для первичной продуктивности. Воды некоторых морей часто характеризуются высокой светопроницаемостью; так, в тропиках определенное количество света достигает глубины даже ниже 100 м. Глубина расположения компенсационной точки, в которой количество световой энергии достаточно для того, чтобы фотосинтез был равен расходам на дыхание, может быть принята за нижнюю границу продуктивного, или «эуфотического», горизонта. Интенсивность освещения в этой компенсационной точке варьирует в зависимости от вида и физиологического состояния растений, факторов среды, помимо света, и времени, в течение которого проводятся наблюдения, однако в первом приближении может быть принята величина в 1% полного дневного света. Приняв такое допущение, можно считать, что в большинстве открытых океанических акваторий мощность фотосинтезирующего слоя коле-

блется от 30 до 120 м. Величина в 1% в целом соответствует освещенности под густым пологом леса, однако наземные сообщества, даже леса, обладают фотосинтезирующим горизонтом меньшей мощности, чем морской планктон. Глубина проникновения света в открытом океане в значительной степени зависит от поглощения света самим планктоном; более правильно определять ее по поглощению света сестоном, то есть совокупностью планктона и мертвых организменных частиц, и самой водой. В целом, чем продуктивнее планктон, тем больше масса сестона и тем на меньшую глубину проникает свет в воду. Глубина проникновения света убывает в направлении открытого океана в тропиках к открытому океану умеренных широт, а также к прибрежным водам, где и высокая продуктивность планктона, и большое количество частиц, поступающих из других источников, ограничивают глубину проникновения света.

Нигде — ни на суше и ни на море — нет прямой зависимости интенсивности фотосинтеза от интенсивности солнечного света. При низкой освещенности, однако, все же выявляется линейная зависимость между обеспечением светом и фотосинтезом. Выше этого уровня низкой световой интенсивности расположена точка насыщения светом, выше которой при повышении интенсивности света фотосинтез не увеличивается. В условиях большей освещенности, какая наблюдается на поверхности океана в полуденное время, фотосинтез замедляется и протекает менее продуктивно, чем при промежуточных значениях интенсивности освещения. Прежде чем начать обсуждение продукции планктона в широком плане, необходимо кратко охарактеризовать комплекс взаимосвязей между светом, хлорофиллом и фотосинтезом в зависимости от глубины. Мы будем считать, что величины интенсивности света в летнее время похожи в условиях вод тропических и умеренных широт, что общая эффективность использования света планктоном (рассматриваемым вместе со всем слоем воды) также одинакова в умеренных и тропических водах, сходных по продуктивности, и что продуктивность контролируется наряду со светом и некоторыми другими факторами. (Эффективным фактором в первую очередь являются элементы минерального питания.)

Как отмечалось в главе 4, планктон со временем опускается вниз. Несмотря на все адаптации, некоторая часть планктона и его мертвые остатки опускаются ниже освещенного слоя, унося с собой питательные элементы, заключенные в протоплазме и скелетах. Эти потери питательных веществ из освещенного слоя усиливаются другими явлениями. В летнее время теплые воды открытых океанов как в тропиках, так и в умеренных широтах подобно многим озерам стратифицированы: слой теплой и менее плотной воды залегает

выше слоя холодной и плотной воды больших глубин, а между ними расположена зона относительно быстрого изменения температуры воды с глубиной — термоклин. Поскольку плотность воды убывает в направлении вверх от термоклина, его воды стабильны. Вертикальные перемещения масс воды волнами и другими силами протекают, как правило, в пределах слоя теплой воды. Термоклин, как очевидно, является некоторого рода барьером для возврата питательных элементов из глубоких горизонтов в верхние теплые и освещенные слои. Слой теплой воды выше термоклина и слой воды, освещенность которого выше 1%, в основном совпадают по глубине, но это вовсе не обязательно. Погружение планктона ведет к истощению до низких концентраций элементов минерального питания в приповерхностном слое и соответственно к снижению продуктивности планктона открытых океанических пространств. [Скорость опускания сестона варьирует в зависимости от вида и размера входящих в его состав организмов и частиц, однако она возрастает при повышении температуры воды и, как следствие этого, при уменьшении ее вязкости. Средняя скорость опускания v представляется реальной в пределах от 3 м/день в холодных до 6 м/день в теплых водах. Скорость потери планктона или питательных веществ в результате такого опускания, выраженная в десятитысячных долях за день, может быть записана как v/L .]

Однако продуктивность планктона в стратифицированных водах океана не убывает — из-за потерь питательных веществ в связи с их опусканием — асимптотически вплоть до нуля. Несмотря на относительную устойчивость термоклина, все же происходит некоторый возврат питательных веществ благодаря явлению турбулентности вод на нижней границе освещенного слоя и ниже его. Продуктивность планктона не только не падает до нуля, но и остается стабильной, так как между опусканием элементов питания и их подъемом турбулентными движениями воды устанавливается определенное равновесие. При низкой интенсивности перемешивания стратифицированных вод складываются условия, благоприятствующие низкой, но устойчивой продуктивности планктона. Продуктивность, однако, также может быть лимитирована высокой скоростью перемешивания нестратифицированной воды, которое сопровождается истощением фотосинтезирующего планктона при его перемещении из освещаемого слоя воды в расположенный ниже темный слой воды. [Скорость перемешивания m — десятичная доля величины перемещения вод с планктоном в слой, расположенный ниже освещенной зоны (и соответственно вытесняющий обогащенные минеральными элементами воды снизу вверх) за единицу времени. Скорость перемешивания в пределах от 0,02/день до

0,05/день создает условия для максимальной продуктивности планктона; скорость перемешивания на один-два порядка ниже диапазона 0,005—0,0005/день является самой обычной для стратифицированных вод открытого океана. Для оценки продукции эффект перемешивания лучше выразить как $m(p_0 - p)$, то есть скорость перемешивания умножается на разницу в содержании элементов питания в неосвещенной (p_0) и освещенной (p) воде; оба показателя — в $\mu\text{г/л}$. При устойчивом состоянии $pv/L = m(p_0 - p)$.]

Именно таким образом устойчивый уровень обеспечения элементами питания определяет продуктивность в стратифицированных водах океана. Поскольку необходимые элементы питания поглощаются из воды планктоном до уровня, при котором их концентрация в воде становится крайне низкой, эти сверхнизкие концентрации сами по себе не могут определять продуктивность планктона. Эффективная зависимость существует между скоростью, с которой элементы питания становятся доступными, и интенсивностью продукционного процесса. Скорость поступления элементов минерального питания в распоряжение планктона в первую очередь зависит от процесса перемешивания воды, но частично и от их циркуляции в самой экосистеме планктона — от скорости, с которой элементы питания покидают клетки планктона и вновь становятся доступными для поглощения их планктоном. Имеется ряд каналов для осуществления такой циркуляции: непосредственное поступление элементов питания из планктона в воду, смерть и разложение клеток, поедание планктона животными с последующими экскрецией или отмиранием и разложением. Поедание животными и выделение ими экскрементов могут иметь большое значение для планктона, а роль бактерий и грибов в разложении органического вещества здесь менее существенна, чем в наземных сообществах. [Пусть c будет коэффициентом обмена между биомассой планктона, в граммах углерода на каждый кубический метр воды, и содержанием элементов питания в воде, в $\mu\text{г/л}$; e — скорость экскреции, выраженная как десятичная доля количества элементов питания, поглощенных поедающими планктон животными; g — интенсивность поедания в объеме воды, из которой планктон ежедневно поглощается единицей биомассы (один грамм углерода на каждый кубический метр воды) животных, поедающих планктон; h — биомасса популяции растительных, в гС/м^3 ; P — биомасса фитопланктона, также в гС/м^3 . Тогда регенерация элементов питания этим путем внутри освещенного слоя воды будет: $r = ceghP$. Если, например, фосфор как элемент питания присутствует в низких концентрациях в воде, имеющей $c = 0,774$, и если $e = 0,85$ и $g = 3,4$, то

$r = 2,2hP$.
 $dh/dt = h$
 дыхания
 поедания,
 ноедных,
 Степень
 планкто
 чти равн
 условиях
 $= 0,0025$

сивности

Имею

элемент

Азот мо

стках от

ных мес

тирован

элемент

ной для

некотор

в концен

снижать

снижени

первая

быть ос

фосфор

рость ф

концент

может

которую

вичной

0,40 зн

0,66 \times

планкто

выгляд

то есть

продук

ремеше

шивани

то есть

нию в

$r = 2,2hP$. Скорость смены h может быть выражена как $dh/dt = h \times (gP - r_h - fC)$, где r_h — это интенсивность дыхания растительноядных животных, f — коэффициент поедания, взятый как десятичная доля биомассы растительноядных, поедаемая каждой единицей биомассы хищников, C . Степень устойчивости отношения биомассы потребителей планктона к биомассе фитопланктона, h/P , изменяется от почти равного соотношения, которое складывается в некоторых условиях с низкой интенсивностью питания хищников ($f = 0,0025$), до значений, равных $\frac{1}{3}$ или $\frac{1}{2}$ при высокой интенсивности порядка $f = 0,01$.]

Имеются данные, что фосфор — это наиболее дефицитный элемент минерального питания в водах открытого океана. Азот может быть еще более дефицитным в некоторых участках открытого моря и в прибрежных водах; в определенных местах и в определенное время могут оказаться лимитированными и другие элементы. Однако у этих других элементов, включая и азот, если они содержатся в доступной для планктона форме воднорастворимых соединений, до некоторой степени проявляется тенденция или присутствовать в концентрации менее критического уровня для фосфора, или снижать свое содержание в освещенной зоне параллельно снижению концентрации фосфора. В соответствии с этим первая оценка продукции открытых океанических вод может быть основана на обеспеченности планктонной экосистемы фосфором. При невысоком содержании фосфора в воде скорость фотосинтеза находится в прямой зависимости от его концентрации в воде. [Скорость при росте фитопланктона может быть выражена как десятичная доля его биомассы, которую он продуцирует ежедневно в качестве чистой первичной продукции, P_r . При уровне фосфатов от 0,05 до 0,40 значение P_r может быть оценено через произведение $0,66 \times p$, в $\mu\text{г/л}$. Уравнения, описывающие продукцию фитопланктона в открытом океане в несколько упрощенном виде, выглядят как:

$$dP/dt = P(P_r - gh - v/L - m),$$

то есть изменение биомассы фитопланктона, P , равно чистой продукции минус поедание минус опускание вниз минус перемещение его клеток в нижние слои в результате перемешивания, и как:

$$dP/dt = cP(egh - P_r) + m(p_0 - p),$$

то есть изменение уровня фосфора в воде, p , равно поступлению в результате циркуляции минус вклад в продукцию и

плюс возврат при перемешивании. Для последнего процесса при его устойчивом состоянии

$$cPP_r = ceghP + m(p_0 - p),$$

то есть скорость вовлечения фосфора в продукцию фитопланктона равна сумме скоростей рециркуляции фосфора в результате поедания фитопланктона животными, $ceghP$, и возврата фосфора во время перемешивания воды со слоем, расположенным ниже освещенного, $m(p_0 - p)$. Величина PP_r — это искомая чистая продукция фитопланктона, в $гС/м^3 \cdot \text{день}$.]

[Мы не будем больше описывать здесь способы оценки продукции планктона (см. G. A. Riley. A mathematical model of regional variations in plankton — «Limnology and Oceanography», 10 (suppl.), 1965, R 202—R 215). Как пример, приведем результаты исследования Дж. Стила, выполненные им в Северном море в летнее время. При величине среднего коэффициента перемешивания 0,0042, $p_0 = 0,7$ $мг/л$ и расчетном содержании хлорофилла 0,84 $мг/л$ (близком к эмпирическому среднему — 0,77) средняя концентрация фосфатов в освещенной зоне оказалась равной $p = 0,265$, соответственно $P_r = 0,175$ и биомасса фитопланктона $P = 0,030$ $гС/м^3$. Вычисленная суммарная продукция фитопланктона для колонки освещенного слоя глубиной 37 м составила 0,26 г углерода на каждый квадратный метр поверхности океана в один день.] Независимо выполненное определение этого же показателя с использованием радиоактивного изотопа углерода C^{14} дало результат 0,29 $гС/м^2 \cdot \text{день}$, что вполне сравнимо с расчетной продуктивностью в 0,26 $гС/м^2 \cdot \text{день}$ для Северного моря. Упрощенный коэффициент (1 г углерода соответствует 2,2 г органического вещества) позволяет оценить чистую продукцию океана в 0,64 $г/м^2 \cdot \text{день}$ сухого органического вещества. Продукция планктона для большинства открытых вод океана в тропиках в летнее время, судя по вычислениям и измерениям, ниже 0,05—0,20 $гС/м^2 \cdot \text{день}$.

Годичные циклы продуктивности в открытых морях умеренной зоны включают зимний период с пониженными интенсивностью света и продуктивностью и весенний период повышенного перемешивания вод и высокой продуктивности. Периоды усиления циркуляции вод выражены также во многих тропических морях. Расчетная средняя годовая продуктивность для открытых вод Северного моря составляет 68 $гС/м^2 \cdot \text{год}$, или 150 $г/м^2 \cdot \text{год}$ сухого вещества. Аналогичные определения для Саргассова моря показывают значения 72 $гС/м^2 \cdot \text{год}$, или 160 $г/м^2 \cdot \text{год}$ сухого вещества; продукция других районов тропического океана, исключая

пространство,
поверхность,
щества. Влия
комплексное
ция и ускоре
продуктивност
как низкая
время умень
зоны. Средняя
поедания пл
зависимость
мы разных к
тированы дл
в которых он
дуктивности
накопления
бокой колон
сезона в тро
неглубоком
продукцией,
широтах про

Рис. 5-6. Раз
асимметрична
ских террито
250 $г/м^2 \cdot \text{год}$.

Вследств
родным ме
пересмотрен
которые ха

пространство, характеризуемое поднятием глубинных вод на поверхность, составляет от 40 до 120 г/м²·год сухого вещества. Влияние температуры на продуктивность океана — комплексное и противоречивое. Возрастающая стратификация и ускорение процессов опускания планктона снижают продуктивность в условиях тропических морей, в то время как низкая освещенность и низкие температуры в зимнее время уменьшают продуктивность в условиях умеренной зоны. Средняя интенсивность фотосинтеза, как и скорость поедания планктона животными, не всегда имеет строгую зависимость от географической широты, поскольку организмы разных климатических поясов и различных сезонов адаптированы для эффективного функционирования к условиям, в которых они обитают. Сходные круглогодичные циклы продуктивности могут быть результатом как низкой скорости накопления продукции меньшей биомассой планктона в глубокой колонке освещенных вод в течение долгого теплого сезона в тропиках, так и высокой летней продуктивности в неглубоком освещенном слое, дополняемой низкой зимней продукцией, в умеренной зоне. В открытом океане на всех широтах продуктивность, как правило, низкая (рис. 5-6).

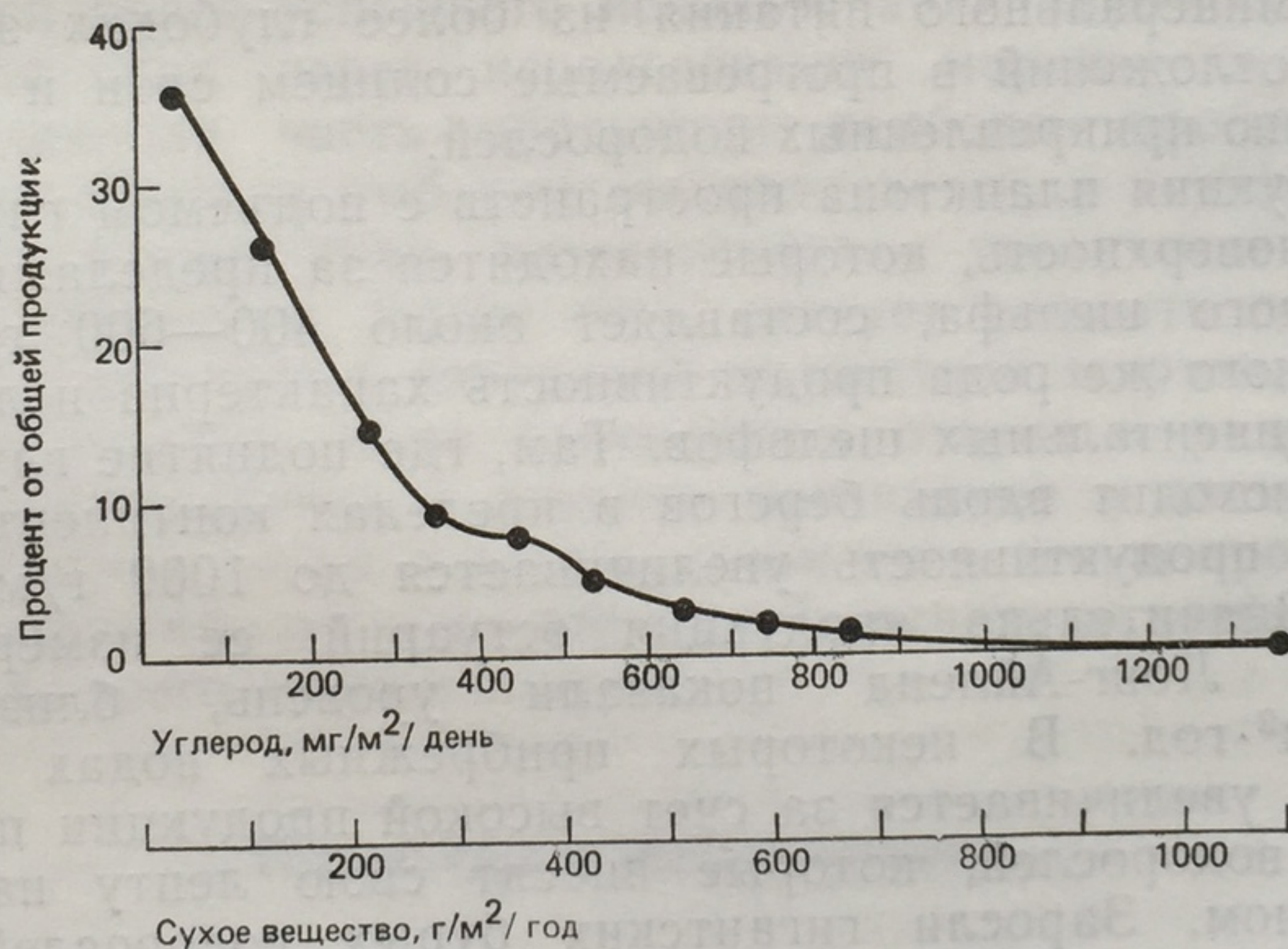


Рис. 5-6. Различия в продуктивности Мирового океана. Выявлена резко асимметричная кривая распределения с большим участием тех океанических территорий, которые дают первичную продукцию планктона менее 250 г/м²·год. (O. J. Koblentz-Mishke et al., Plankton primary production of the World Ocean, 1970.)

Вследствие сложности определения продукции радиоуглеродным методом оценки продуктивности морей могут быть пересмотрены. Однако нетрудно подобрать сообщества суши, которые характеризуются чистой продукцией в границах

40—200 г/м²·год сухого вещества: это полупустыни. Подобно тому как континенты Северного полушария и Австралия имеют аридные внутренние районы с низкой продуктивностью, так и океаны имеют аналогичные, бедные питательными веществами, «внутренние» пространства с низкой продукцией. Там же, где холодные и обогащенные элементами минерального питания воды поднимаются из глубин океана на поверхность, продуктивность выше. Такие пространства существуют: 1) в акваториях, окружающих Антарктиду, 2) в определенных арктических районах Северной Атлантики и западной части севера Тихого океана, 3) близ экватора в Тихом океане, 4) в районах Индийского океана, где сезонный подъем глубинных вод к поверхности связан с муссонными ветрами, 5) вдоль западных берегов континентов, где течение, направленное к экватору (действие ускорения Кориолиса), имеет тенденцию отходить от берега, увлекая воду с глубины вблизи побережья. Как при подъеме глубинных вод, так и в отсутствие его продуктивность, в общем, выше на мелководных площадях континентального шельфа. Причиной более высокой продуктивности прибрежных вод (несмотря на то что освещенный слой их сравнительно неглубок) являются интенсивное поступление потока элементов минерального питания из более глубоких зон слоя донных отложений в прогреваемые солнцем слои и вклад в продукцию прикрепленных водорослей.

Продукция планктона пространств с подъемом глубинных вод на поверхность, которые находятся за пределами континентального шельфа, составляет около 400—600 г/м²·год, и подобного же рода продуктивность характерна и для многих континентальных шельфов. Там, где поднятие глубинных вод происходит вдоль берегов в пределах континентального шельфа, продуктивность увеличивается до 1000 г/м²·год и более. Значительна продукция эстуарий, ее измерения в проливе Лонг-Айленд показали уровень, близкий к 1000 г/м²·год. В некоторых прибрежных водах продуктивность увеличивается за счет высокой продукции прикрепленных водорослей, которые вносят свою лепту наряду с планктоном. Заросли гигантских бурых водорослей вдоль побережья Калифорнии обладают такой высокой продуктивностью, которая не встречается ни в одной другой экосистеме; тропические коралловые рифы также входят в число наиболее продуктивных экосистем мира. В обоих случаях продуктивность определяется элементами питания, которые приносятся при перемещении воды, и в обоих случаях некоторая часть измеряемой продукции, вероятно, вторичная, или гетеротрофная (основанная на использовании органического вещества), а не первичная, или автотрофная. Диапазон изменения продуктивности морей тот же самый, что и для

наземных сообществ
продукции
менее чем 2 г/м²·год
скими льдами, до
местах с особо б
пресных вод име
продукции. Наивыс
суши и воды: в о
суши и в некото
водных экосисте

Высокопродук
ным образом в
коммерческие у
ности этих мест
состав высоких
рассматривают
пользовать чер
долю чистой
Прямой отлов
мерно дорог,
континентальн
ски или техно
можностей бол
ции моря, ка
Преобладающ
популяций мо
дущем возмож
морской прод
продукции не
промышленно
условий разм
Мировой океа
однако идея
щей, — это во

Существу
водные жив
частиц план
планктонным
няется глав
относятся к
до 8 мм дл
турных гра
ливать содер
рования бол

наземных сообществ, и простирается от величин, соответствующих продуктивности большинства аридных пустынь, — менее чем $2 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ в слабо освещенных водах под арктическими льдами, до $3000 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ в некоторых сообществах в местах с особо благоприятной циркуляцией вод. Экосистемы пресных вод имеют также достаточно широкий диапазон продукции. Наивысшая продуктивность отмечается на границе суши и воды: в определенных сырых или водных сообществах суши и в некоторых прибрежных и мелководных сообществах водных экосистем.

Высокопродуктивные морские воды расположены главным образом в краевых частях океанов. Наиболее важные коммерческие уловы рыбы зависят именно от производительности этих мест. Отлавливаются хищные рыбы, входящие в состав высоких звеньев пищевой цепи. По причинам, которые рассматриваются в следующем разделе, человек может использовать через отлов этих хищников только небольшую долю чистой первичной продукции — много ниже 1%. Прямой отлов морского планктона сетями с кораблей непомерно дорог, а создание обширных подводных «ферм» на континентальном шельфе еще не осуществимо экономически или технологически. Даже в перспективе нет иных возможностей более успешного использования пищевой продукции моря, как через использование морских животных. Преобладающая часть продукции наиболее продуктивных популяций морских рыб уже вылавливается, и поэтому в будущем возможно лишь незначительное увеличение выхода морской продукции. Более того, следует ожидать снижения продукции некоторых популяций вследствие загрязнения вод промышленностью, из-за чрезмерного отлова и разрушения условий размножения и питания организмов в дельтах рек. Мировой океан велик и дает в целом гигантскую продукцию, однако идея, что он в состоянии обеспечить в изобилии пищи, — это всего лишь иллюзия.

Пирамиды и эффективность

Существуют три способа (или групп способов), какими водные животные получают пищу. 1. Фильтрация живых частиц планктона в освещенных приповерхностных водах планктонными животными. В море такая фильтрация выполняется главным образом веслоногими ракообразными: они относятся к мелким рачкам (в большинстве случаев от 0,5 до 8 мм длиной) и снабжены придатками в форме миниатюрных граблей или гребней, которые позволяют им улавливать содержащиеся в воде частицы. Этот процесс фильтрации большей частью не носит избирательного характера,

если не считать размера отфильтрованных частиц. То, что веслоногим рачкам удается извлечь из вод океана, — это есть сестон, то есть смесь живых организмов и мертвых клеток и их частей. Подобный процесс захвата пищи, несмотря на, казалось бы, отсутствие в нем селективной направленности, предоставляет поедающим сестон животным возможности для дифференциации ниш в зависимости от размера и характера поедаемых частиц. 2. Использование «питательного дождя» из опускающихся в глубину частиц сестона. Некоторые из этих частиц поедаются планктонными организмами, населяющими неосвещенную зону глубоких вод, другие служат кормом для донных организмов, которые имеют реснитчатые щупальца, трубки и прочие приспособления для всасывания воды и поглощения органического материала. Животные придонных сообществ (бентос) демонстрируют широкий спектр приспособлений для питания, в чем проявляется один из аспектов разнообразия видов, форм организмов и эволюции животных в этом сообществе. 3. Хищничество водных животных, которые ловят и поедают других животных.

Энергия, содержащаяся в одних организмах, потребляется организмами других видов. Диатомей и другие планктонные растения вылавливаются из воды и поедаются веслоногими ракообразными. Небольшие рыбы, такие, как сардины, питаются веслоногими рачками. Сардинами в свою очередь кормятся более крупные рыбы, такие, как тунец или акула. Атомы органического углерода за короткое время могут стать частями протоплазмы пяти организмов, расположенных в ряд от диатомей до акулы. Более короткая последовательность может состоять из фитопланктона, более крупных планктонных ракообразных и кита, который питается, отфильтровывая этих ракообразных из воды.

Такие последовательности выражают популярную идею пищевых цепей. Число звеньев в них может быть различным, но наиболее обычное их количество 3 или 5. Положение каждого звена в цепи определяет его название.

1. Продуцент — фотосинтезирующее растение, или первый организм в этой последовательности.

2. Растительоядный, или первичный, консумент — первое животное, которое поедает растения.

3. Первое плотоядное животное, или вторичный консумент, — животное, которое питается (как хищник, паразит или потребитель трупов) растительноядными животными.

4. Вторичное плотоядное животное, или третичный консумент, поедающий вторичных консументов.

5. Третичное плотоядное животное.

Эти позиции в цепи питания называются *трофическими уровнями*. Понятие трофических уровней использовано в

ранних исследованиях продуктивности Р. Л. Линдеманном, представления о трофических уровнях как основы функции сообщества были развиты в работах Ю. П. Одума и Г. Т. Одума и других исследователей. Границы между трофическими уровнями нерезкие. Многие животные используют любую пищу, которая подходит им по размеру и другим признакам, и соответственно они потребляют пищу более чем с одного трофического уровня.

Продуктивность зоопланктона ниже, чем продуктивность фитопланктона. Причин этому несколько. Животное потребляет только ту часть продукции, которая остается после дыхания растений, то есть чистую первичную продукцию. Из этой чистой продукции только часть может быть потреблена животными в живом состоянии, если, разумеется, они не уничтожают чрезмерным поеданием источники своего питания. Только часть растительного материала, который поедается животными, может быть переварена и ассимилирована. Для большинства животных кремнистые стенки диатомей и целлюлозные оболочки клеток наземных растений, хотя последние и являются органическими соединениями, бесполезны как корм. По этим причинам продуктивность второго трофического уровня растительноядных животных составляет обычно одну десятую или даже ниже от продукции растений первого уровня. По тем же причинам продукция плотоядных оказывается меньшей, чем продукция растительноядных животных, а продукция вторичных плотоядных должна быть меньше, чем продукция первичных.

Мы можем сформулировать и более общие принципы эффективности использования пищи отдельными популяциями. Упомянутая выше, при характеристике способов определения продуктивности, кобылка ассимилирует около 38% органического вещества и энергии поедаемой травы; таким образом, она имеет эффективность ассимиляции в 38%. Только 4% органического вещества, которое поедается, расходуется на рост тела и размножение кобылки. Валовая эффективность роста популяции (отношение новой протоплазмы при росте и размножении к поедаемой пище) равна 4%. Отношение роста (и размножения) к ассимиляции ($4\% : 38\% = 10,5\%$) представляет собой чистую эффективность роста популяции кобылки. Очевидно, что валовая эффективность роста будет равна произведению эффективности ассимиляции на чистую эффективность роста. Эффективность ассимиляции для наземных животных варьирует обычно между 20 и 60% для растительноядных и 50 и 90% — для плотоядных. Для морского животного планктона эффективность ассимиляции изменяется в широких пределах, но, как правило, колеблется в интервале 40—80%. Для *Daphnia* — маленького ракообразного, обычного представителя пресно-

водного планктона, — валовая эффективность роста составляет от 4 до 13%, а чистая эффективность роста — от 55 до 59%. Валовая эффективность роста для улиток и клещей составляет 6% и 4%, для морского животного планктона она может быть принята равной в среднем 16%. Валовая эффективность роста является мерой для сравнения продуктивности, так как она представляет собой отношение вторичной продукции животных к пище, которая потреблена с более низкого трофического уровня. Оценка в 10% часто используется как соответствующее среднее значение, однако с той оговоркой, что валовая эффективность роста для растительноядных животных суши может быть в общем ниже этой величины, а у животного планктона и некоторых плотоядных животных — выше.

Описанные отношения означают существование крутого ступенеобразного снижения продуктивности при переходе от низших к высшим трофическим уровням, последовательность которых формирует пирамиду продуктивности (рис. 5-7). Две другие пирамиды являются естественным следствием первой. Число индивидуумов в последовательности трофических уровней должно в целом убывать и формировать пирамиду чисел, на что обратил внимание первым Чарльз Элтон (рис. 5-7, С). Пирамида чисел, однако, может иметь противоположное значение в случаях, когда много мелких организмов питаются одним большим организмом более низкого трофического уровня: тысячи насекомых могут питаться одним деревом или сотни паразитических червей — одним хозяином. В ряду трофических уровней также убывает биомасса (рис. 5-7, В). Пирамида биомассы значительно реже изменяется в обратном направлении, однако в сообществах планктона животные иногда по массе превосходят растения. Пирамида продуктивности является наиболее важной, пирамиды чисел и биомассы имеют подчиненное значение и в меньшей степени отражают последовательность трофических уровней.

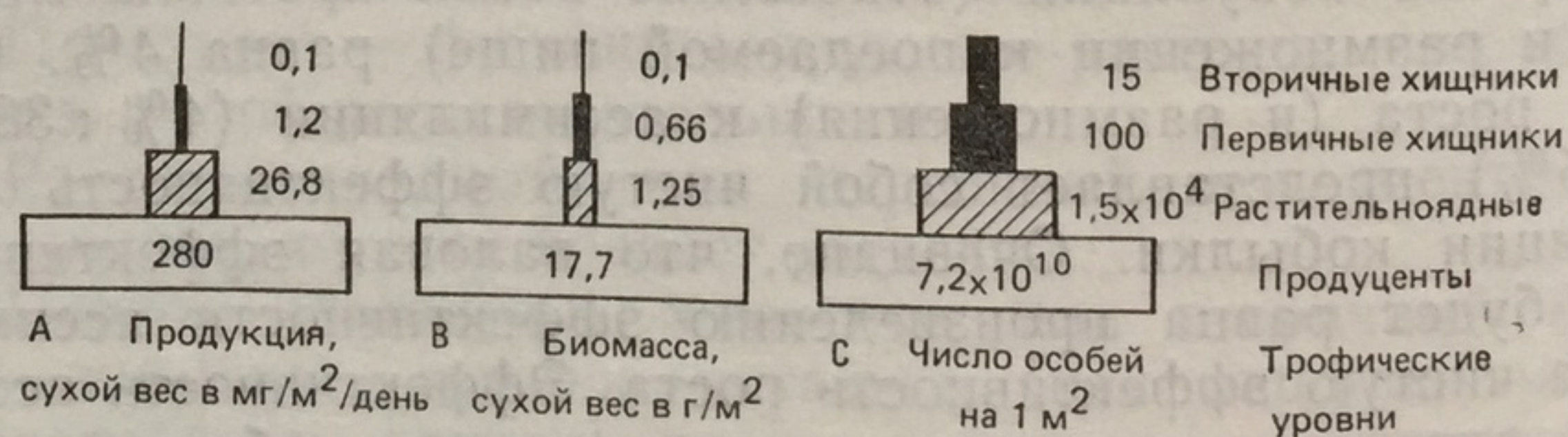


Рис. 5-7. Пирамиды сообщества экспериментального пруда. Продуктивность оценена по скорости поглощения фосфора из воды в мелком пруду с низким содержанием питательных веществ. Четвертый трофический уровень оценивался по участию хищников, питающихся объектами второго и третьего уровней. Ширина ступеней в пирамиде чисел дана в логарифмической шкале. (Данные R. H. Whittaker, «Ecol. Monogr.», 31, 1961, p. 157.)

Отношение каждого уровня пирамиды продуктивности к ниже расположенному уровню может быть также интерпретировано как эффективность. Прежде всего нас интересует эффективность первого трофического уровня по отношению к определяющей ее энергии солнечного света. В планктонных сообществах Северного моря энергия видимой части спектра света, падающего на поверхность океана, составляет в летнее время около $0,329 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{мин}$, или $473 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{день}$. Определенное количество радиации отражается или поглощается водой. Для фотосинтеза фитопланктона может быть использована только та часть света, которая достигает клеток планктона, и только часть видимого света поглощается пигментами клеток и участвует в осуществлении фотосинтетического процесса, результатом которого и является продуктивность. Эффективность фотосинтеза неизбежно низка. У планктонных сообществ в Северном море чистая продукция равна $0,64 \text{ г/м}^2 \cdot \text{день}$, или $0,314 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{день}$, что по отношению к видимому спектру падающего солнечного света составляет эффективность только в $0,066\%$, или $1/1500$.

Как уже говорилось, листья различных растений в лесах располагаются друг над другом. Каждому квадратному метру поверхности почвы в листопадном лесу соответствует от 4 до 6 квадратных метров листовой поверхности (учитывая только одну из поверхностей каждого листа) с содержанием около 2 г хлорофилла (см. табл. 5-1). Кроме того, на эту площадь приходится дополнительно от 1,5 до 2 м² поверхности коры (при условии, что она гладкая). Листья и кора часто совместно задерживают солнечные лучи, снижая интенсивность освещения до компенсационной точки или даже ниже ее. Во многих лесах интенсивность освещения на поверхности почвы равна 1—2% солнечного света в полдень, в некоторых лесах эта величина составляет около 0,2%. Эффективность использования света и светопоглощающей структуры леса может быть оценена несколькими способами. Чистая первичная продукция в $1200 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ дубово-соснового леса эквивалентна $510 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{год}$. По отношению к световой энергии видимой части спектра, поступающей в течение года и достигающей $56\,000 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{год}$, эффективность чистой первичной продукции не превышает 0,91%. Соответствующая эффективность валовой первичной продукции в отношении к свету, поступающему в течение года, составляет величину порядка 2%. Валовая продукция в $2650 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ означает поглощение 3000 ккал энергии на каждый квадратный метр листовой поверхности для продуцирования 700 г сухого вещества на 1 м² листовой поверхности и 1400 г сухого вещества на 1 г хлорофилла. Эффективность чистой продукции в интервале от 0,91 до 0,066%

характеризует соответственно экосистемы с относительно высокой и относительно низкой продуктивностью.

Эффективность второго трофического уровня в сравнении с первым может быть выражена по-разному: либо используя валовую или чистую продукцию продуцентов, а для второго уровня — сочетание расходов на дыхание, потерь продукции (вследствие питания хищников, отмирания и перемещения или эмиграции), экскреции и прироста сухого вещества растительноядных животных, либо все это плюс бактерии и грибы, питающиеся растительным материалом. Некоторые исследователи пробовали выражать эффективность второго трофического уровня сравнением ассимиляции растительноядных или дыхания плюс потери продукции (включая экскременты) с валовой первичной продукцией. Эта «экологическая эффективность потока энергии» оценивается в пределах примерно 10% и ниже. Эффективность третьего уровня, если сопоставить дыхание и потери продукции для первичных плотоядных и растительноядных, оказывается (но не всегда) несколько выше и может быть оценена как 15% и ниже. Эффективность использования пищи плотоядными превосходит таковую у растительноядных, поскольку пища плотоядных по химическому составу значительно ближе к их собственному химическому составу и более отвечает их потребностям.

Таким образом, имеется тенденция повышения экологической эффективности по мере подъема от одного трофического уровня пирамиды к другому, от зеленых растений к растительноядным и от растительноядных (в некоторых случаях) к плотоядным. Чистая эффективность, или, иначе, «продукционная эффективность», для второго трофического уровня (вторичная продукция растительноядных/чистая первичная продукция) и для более высоких уровней (вторичная продукция животных данного уровня/то же для нижерасположенного уровня) ниже, чем соответствующая валовая, или экологическая, эффективность. Причина этого в том, что процент энергии пищи, затрачиваемой на дыхание, повышается в ряду растений — растительноядные — плотоядные. Поскольку процент затрат на дыхание обычно возрастает (а чистая эффективность роста соответственно убывает) вдоль пищевой цепи, продукционная эффективность не может увеличиваться вверх пирамиды, напротив, она уменьшается.

Эффективность применительно к использованию сообществ человеком может быть сформулирована иначе. То, что берет человек, не является продуктивностью как таковой, но составляет только ее часть, которую можно удалить и реализовать, не разрушая основ продуктивности. Эффективность использования человеком сообщества может быть оце-

нена через отношение сухой массы урожая к чистой продукции за единицу времени на единицу площади. Человек в состоянии утилизировать до 30% чистой первичной продукции, когда использует вещества растений или как зерно при возделывании зерновых, или как древесину леса. Более высокая эффективность возможна только при самых благоприятных обстоятельствах, более же низкая обычна во многих экологических условиях и при выращивании многих сельскохозяйственных культур. Если урожай экосистемы собирается в виде мяса растительноядных животных, то эффективность подобного использования продукции может быть ниже, чем эффективность трофического уровня, и быть менее 10%. Соразмерности пирамиды таковы, что при потреблении мяса водных хищных животных эффективность по отношению к первичной продукции составляет 1, 0,1 и 0,01% ее величины соответственно для первичных, вторичных и третичных хищников. При использовании популяции животных величина отчуждения популяции ниже ее продуктивности. Из популяции можно изымать только ту часть, которая представляет собой «излишек» над числом индивидуумов, необходимых для самоподдержания популяции. Это ограничение — один из факторов, обуславливающих эффективность трофического уровня, и когда человек превышает эти ограничения, он уменьшает и продуктивность, и ее используемую часть, что и наблюдается при чрезмерном выпасе и чрезмерном лове рыбы.

Детрит и редуценты

Обсуждение вопроса о продуктивности и эффективности до сих пор проходило с учетом только двух групп организмов — зеленых растений (продуценты) и животных (консументы). В наших рассуждениях не была затронута еще одна группа организмов, которую необходимо рассмотреть. Только около 10% (или даже меньше) чистой первичной продукции суши потребляется животными. Что же происходит с остальными 90%? Роль продуцентов и консументов в сообществе четко дифференцирована: продуценты используют энергию солнечного света для создания пищи, часть которой потребляют консументы. Тот факт, что консументы используют лишь часть первичной продукции, подчеркивает значение третьей группы организмов, на долю которой приходится все остальное. Организмы третьей группы, редуцирующие, или трансформирующие, или обеспечивающие разложение органического вещества (можно употребить любое из этих понятий), — это сапробы, или организмы разложения и гниения, бактерии и грибы. Эти организмы живут внутри органиче-

ского вещества или на нем, преимущественно на мертвых тканях, и питаются, поглощая его растворимые фракции. Во многих случаях бактериальные клетки или нити грибов выделяют специальные ферменты, трансформирующие органический материал в растворимые соединения, которые затем могут быть поглощены. Таким путем, а также в процессе дыхания редуценты вначале разрушают органическое вещество, переводя его в растворимые формы, а затем в неорганические соединения. В процессе своей жизнедеятельности они потребляют энергию органического вещества, не использованную консументами для их собственного роста и метаболизма, и возвращают элементы минерального питания во внешнюю среду.

Мертвое органическое вещество экосистемы (исключая то, которое находится в растворе) называется *детритом*. Детрит на суше включает мертвые листья, упавшие на поверхность почвы и образующие подстилку, а также мертвые стебли и ветви лесного полога, мертвые корни, частицы гумуса в почве и останки животных. В морском планктоне детрит состоит из остатков планктона и прочих организмов, совместно с находящимися на этих остатках и в них бактериями, и из мелких частиц, которые формируются при таких, например, процессах, как адсорбция органического вещества на поверхности воздушных пузырьков. В озерах и реках большая часть детрита может поступать от сосудистых растений, которые растут по берегам или по мелководьям, и только малая его доля поступает от планктона. В прибрежных водах океанов основное количество детрита составляют остатки отмерших водорослей мелководий и сосудистых растений приморских берегов.

По сравнению с живыми организмами масса детрита больше. В водоемах масса частиц детрита может превышать массу живых организмов в несколько (часто в десять и более) раз, а масса растворенного в воде органического вещества может превышать массу частиц детрита в сто раз. При желании мы можем построить пирамиду биомассы (см. рис. 5-6, В) с двумя дополнительными ступенями, которые будут соответствовать мертвому и растворенному органическому материалу. В злаковниках масса остатков отмерших растений сравнима с массой живых трав, но в некоторых из них мертвая масса оказывается больше живой. В умеренно холодных лесах масса подстилки на поверхности почвы может соответствовать сумме продукции нескольких лет и составлять от $\frac{1}{5}$ до $\frac{1}{10}$ от общей живой массы (включая сердцевину) деревьев. Во многих наземных сообществах содержится гумус — окончательно разложившееся органическое вещество в форме воднорастворимых и коллоид-

дальних соединений,— масса которого в почве превышает массу подстилки на ее поверхности.

Это мертвое органическое вещество является резервом пищи, ожидающим своего использования, которое во многих сообществах основывается на сотрудничестве в детритных цепях животных и редуцентов. Дождевые черви питаются частично отмершими листьями, которые они поедают, выползая на поверхность почвы, а частично пропуская почву через свой пищеварительный тракт, переваривая при этом часть содержащегося в ней органического вещества. Детритофагами тропических лесов являются термиты, которые потребляют мертвую древесину при помощи простейших, симбиотически связанных с ними, а опад листьев в этих лесах используется главным образом грибами. В умеренных лесах в подстилке поселяются животные, формирующие особое сообщество из ногохвосток, клещей, многоножек и других групп; некоторые из них совместно с бактериями и грибами потребляют опад. Многие из этих животных на самом деле питаются не тканями растений, а поедают бактерии или высасывают нити грибов. Животные, которые питаются тканями отмерших растений, получают нередко большое количество энергии также и за счет тех бактерий и грибов, которые содержатся в этих тканях и поедаются вместе с ними. В то же время эти животные размельчают растительные ткани на более мелкие кусочки, которые более доступны для их дальнейшего разложения грибами и бактериями. Эксперименты показали, что разложение мертвых листьев подстилки бактериями и грибами может быть задержано на месяцы, если листья поместить в сетку, которая препятствует проникновению в опад животных, но позволяет свободно развиваться грибам и бактериям. Важной составной частью детрита являются экскременты. Детрит, уже частично разложившийся, поедается животными, которые используют часть мертвого органического вещества и клетки редуцентов как пищу, а остатки оставляют в виде экскрементов. Бактерии и грибы вновь заселяют эти остатки и продолжают дальнейшее разложение органического вещества. Экскременты могут затем поедаться другими животными (как того же вида, так и других видов) для вторичного использования некоторых фракций экскрементов, представляющих ценность как корм.

Таким образом, в процессе эволюции возникла сложная система процессов, осуществляемых многими бактериями, грибами и видами животных, которые по-разному, в разное время и при разных взаимодействиях с другими видами используют разнообразные формы и фракции детрита. Бактерии, грибы и животные тесным образом переплетены в детритные пищевые сети. Возможны различные варианты пищевых цепей, таких, как: ткани растений (мертвые) — дожде-

вые черви — их трупы — бактерии-редуценты; ткани растений (мертвые) — первая грибная инвазия — тысячножки (экскременты) — грибы на экскрементах — ногохвостки (питание грибами) — хищные клещи — многоножки как хищники (их трупы) — бактерии-редуценты. Пищевые цепи могут включать или не включать вершину пирамиды с плотоядными видами, но они всегда замыкаются редуцентами. Поскольку животные сотрудничают с бактериями и грибами в детритных пищевых сетях, значение терминов «консумент» и «редуцент» становится неясным. Лучше говорить о трех взаимосвязанных и взаимопроникающих группах: консументах живых тканей, детритных консументах (включая животных, поедающих трупы и питающихся бактериями и грибами) и редуцентах как обеспечивающих разложение (гнилостные бактерии и грибы). Решающая роль редуцентов не может недооцениваться. Процессы разложения детрита завершаются минерализацией — разрушением органического вещества до неорганических соединений, включая и элементы минерального питания, которые возвращаются в среду сообщества. Многие, если не большинство, из этих организмов, завершающих разложение органического вещества, относятся к бактериям и грибам.

В природных сообществах имеются не две главные группы организмов — растения и животные, а три — растения, животные и сапробы. Эти три группы (хотя паразиты распространены в каждой из них), соответствующие, в общем, продуцентам, консументам и редуцентам, представляют собой три функциональных царства организмов в природных сообществах. Одновременно они представляют и три главных направления эволюции, три типа организации живой материи, эволюционировавших в соответствии со способом питания. Растения питаются в основном за счет фотосинтезирующей деятельности, и их высшие формы имеют листья или пластинки как органы фотосинтеза, которые прикрепляются к стеблям, возникающим из корней или из других органов, обеспечивающих прикрепление к субстрату и (у сосудистых растений) поглощение воды и элементов минерального питания, в то время как сосудистые ткани служат для транспорта вещества между этими органами. Животные питаются, заглатывая в основном пищу, переваривая и поглощая ее внутри своего тела. Их организация соответственно эволюционировала в направлении дифференциации как пищеварительного тракта совместно с развитием проводящей и экскреторной систем, так и сенсорной, нервной, мускульной и скелетной систем, которые обеспечивают подвижность и возможность добывания пищи. Сапробы питаются путем впитывания пищи, и поэтому им необходима увеличенная поверхность поглощения, но (исключая репродук-

тивную систему
структурной
возникшие в
точные бакте
целий высши
или гифов.

Функцион
тичными ца
степени сост
ной системе
одновременн
мы, характе
и подвижно
главным об
произвольно
В современ
рии (вместе
Молега, яв
ния и жив
щиеся напр
Одновремен
царством, а
единить в ш

Из трех
наименее з
встречающ
неприметн
увидеть по
ляют богат
многие бак
ниями с ж
органическ
ветвями д
шинстве н
тов намно
ные измер
ных сооб
биомассу
сравнению
играют в с
низмы явл
центов (пр
ром расте
ностью) ч

Обоснов
дробно рассмо

тивную систему) они мало нуждаются в любой другой структурной дифференциации. Основные типы организации, возникшие в процессе эволюции сапробов, это — одноклеточные бактерии и дрожжи, хитриды низших грибов и мицелий высших грибов с сетью протоплазматических нитей или гифов.

Функциональные царства сообществ не могут быть идентичными царствам в систематике, но они в значительной степени составляют их эволюционную основу. В традиционной системе из двух царств царство животных включало одновременно и одноклеточные, и многоклеточные организмы, характеризующиеся способностью к заглатыванию пищи и подвижностью, а обширное царство растений объединяло главным образом фотосинтезирующие группы и (несколько произвольно скооперированные с ними) бактерии и грибы. В современном альтернативном делении форм жизни бактерии (вместе с синезелеными водорослями) образуют царство Monera, являясь прокариотами, тогда как высшие растения и животные также составляют царства, характеризующиеся направлением эволюции, которое рассмотрено выше. Одновременно вполне логично считать высшие грибы особым царством, а эукариотические одноклеточные организмы объединить в царство Protista¹.

Из трех функциональных групп организмов редуценты наименее заметны: бактерии составляют часть планктона, а встречающиеся в этой группе низшие грибы (хитриды) тоже не примечательны. Немногие шляпочные грибы, которые можно увидеть под пологом леса, лишь в малой степени представляют богатый мир почвенных сапробов, который включает многие бактерии и грибы, связанные трофическими отношениями с живыми и мертвыми корнями, с опадом листьев и органическим веществом почвы, с мертвыми стволами и ветвями деревьев и другими пищевыми ресурсами. В большинстве наземных сообществ вторичная продукция редуцентов намного превышает таковую у консументов, хотя добротные измерения вторичной продукции редуцентов в природных сообществах отсутствуют. Трудно измерить даже биомассу редуцентов. Их биомасса мала, однако только по сравнению с их продуктивностью и той ролью, которую они играют в сообществе. По выполняемой ими функции эти организмы являются ферментами сообщества: малая масса редуцентов (при высокой продуктивности и соответственно быстрым росте и размножении она сбалансирована со смертностью) через ряд реакций трансформирует очень боль-

¹ Обоснования к выделению пяти царств организмов были ранее подробно рассмотрены автором в одной из его работ. — Прим. ред.

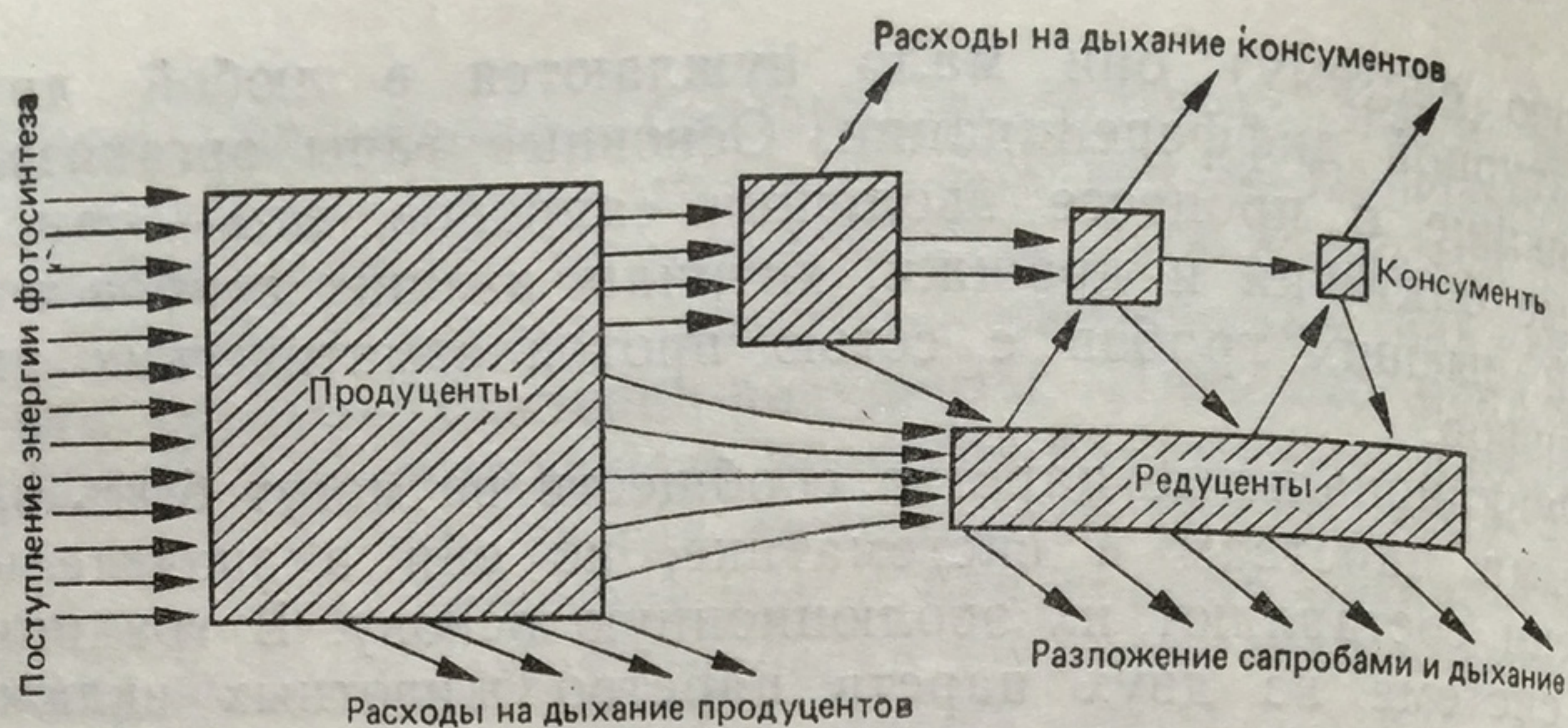


Рис. 5-8. Поток энергии в природном сообществе. Для устойчивого сообщества наблюдается баланс между поступлением в сообщество энергии фотосинтеза (слева) и ее рассеиванием в окружающую среду (справа). Фиксируемая в органическом веществе сообщества энергия остается постоянной.

шую массу органического вещества до неорганических остатков.

Этим путем редуценты возвращают во внешнюю среду сообщества в виде тепла энергию фотосинтеза, содержащуюся в разрушаемом ими органическом веществе. Они, следовательно, выступают как важнейший компонент одного из наиболее общих признаков экосистемы — потока энергии. На рис. 5-8 этот поток энергии изображен в обобщенном и упрощенном виде. Сообщество, так же как и организмы, является открытой энергетической системой. Благодаря непрерывно поступающей в результате фотосинтеза энергии та энергия, которая рассеивается в окружающую среду в процессе дыхания и биологической активности, возмещается, и система не прекращает своей работы из-за потери свободной энергии до максимальной энтропии. Если усваиваемая энергия превышает ее рассеивание, то запас биологически полезной связанной энергии органического вещества в сообществе увеличивается, как увеличивается и его биомасса, и сообщество растет так, как это происходит в случае сукцессии. Если потери энергии превышают ее поступление, то сообщество разрушается. Если поступление и рассеивание энергии находятся в состоянии баланса, то и сообщество устойчиво, что характерно для климаксовых сообществ.

Редуценты принимают важнейшее участие и в другом процессе, определяющем признаки экосистем, — в обмене веществом между сообществом и внешней средой. Способ, посредством которого три функциональных царства сообществ участвуют в циркуляции веществ, показан схематично на рис. 5-9. Разложение органического вещества редуцентами возвращает неорганический материал, включающий эле-

Рис. 5-9. Круг

менты минерализуются или в воду, самым важным образом, и круговорот питательных веществ, но высокопродуктивные круговороты при рассмотрении обсуждаются

Перед тем как начать тания, на продуктивных Землях по органическим планетам сствами Земли это позволяет сферам к данным с шара.

Исследования предположительно не ложить, пустыни,

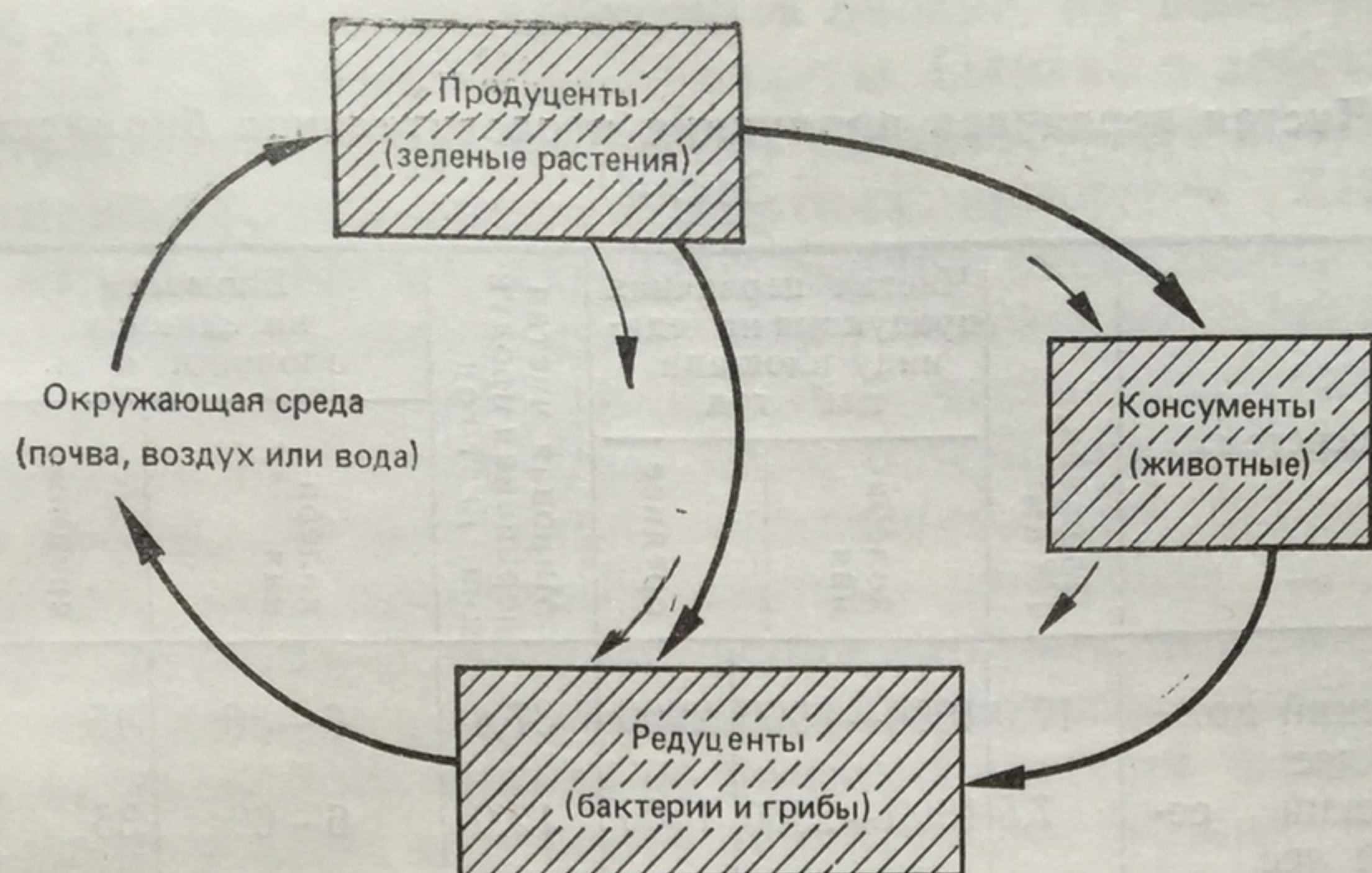


Рис. 5-9. Круговорот вещества в экосистеме между окружающей средой и организмами (очень упрощенная схема).

менты минерального питания, в среду сообщества — в почву или в воду, из которой растения вновь извлекают его и тем самым вовлекают в новый цикл обмена. Редуценты, таким образом, играют главную роль в замыкании цикла элементов питания и поддержания продуктивности на относительно высоком уровне, основанном на этой циркуляции. Значение круговорота веществ в экосистеме уже было затронуто при рассмотрении продуктивности планктона и будет далее обсуждаться в главе 6.

Биосфера

Перед тем, как начать разговор о циклах элементов питания, нам следует обобщить наблюдения, относящиеся к продуктивности сообществ в мировом масштабе. Поверхность Земли покрыта тонкой и варьирующей по характеру пленкой органического вещества, состоящего из всех живых организмов планеты. Эта пленка, образуемая природными сообществами Земли, и есть *биосфера*. Мы рассмотрим, насколько это позволят наши знания, некоторые характеристики биосферы как живой системы. В табл. 5-2 сведены основные данные о первичной продукции и биомассе растений земного шара.

Исследования продуктивности опровергли одно естественное предположение о биосфере. Засуха, как известно, лимитирует продуктивность большей части поверхности суши, но этого не происходит на море. Можно было поэтому предположить, что суша, значительная часть которой приходится на пустыни, менее продуктивна, чем море, что продукция био-

Таблица 5-2

**Чистая первичная продукция и растительная биомасса
Земли¹**

Тип экосистемы	Площадь, 10 ⁶ км ²	Чистая первичная продукция на еди- ницу площади, г/м ² · год		Мировая чистая первичная продук- ция, 10 ⁹ т/год	Биомасса на единицу площади, кг/м		Глобальная биомасса, 10 ⁹ т
		колеба- ния	среднее		колеба- ния	среднее	
Тропический дож- девой лес	17,0	1000—3500	2200	37,4	6—80	45	765
Тропический се- зонный лес	7,5	1000—2500	1600	12,0	6—60	35	260
Вечнозеленый лес умеренной зоны	5,0	600—2500	1300	6,5	6—200	35	175
Листопадный лес умеренной зоны	7,0	600—2500	1200	8,4	6—60	30	210
Бореальный лес	12,0	400—2000	800	9,6	6—40	20	240
Редколесье и ку- старники	8,5	250—1200	700	6,0	2—20	6	50
Саванна	15,0	200—2000	900	13,5	0,2—15	4	60
Злаковники уме- ренной зоны	9,0	200—1500	600	5,4	0,2—5	1,6	14
Тундра и альпий- ская раститель- ность	8,0	10—400	140	1,1	0,1—3	0,6	5
Пустынная и полу- пустынная ра- стительность (полукустарники и кустарники)	18,0	10—250	90	1,6	0,1—4	0,7	13
Экстремальные пустыни, скалы, пески и лед	24,0	0—10	3	0,07	0—0,2	0,02	0,5
Возделываемые земли	14,0	100—3500	650	9,1	0,4—12	1	14
Болота и марши	2,0	800—3500	2000	4,0	3—50	15	30
Озера и реки	2,0	100—1500	250	0,5	0—0,1	0,02	0,05
Все континенты	149,0		773	115		12,3	1837
Открытый океан	332,0	2—400	125	41,5	0—0,005	0,003	1,0
Зоны подъема глубинных вод на поверхность	0,4	400—1000	500	0,2	0,005—0,1	0,02	0,008
Континентальный шельф	26,6	200—600	360	9,6	0,001—0,04	0,01	0,27
Заросли водорос- лей и рифы	0,6	500—4000	2500	1,6	0,04—4	2	1,2
Речные дельты	1,4	200—3500	1500	2,1	0,01—6	1	1,4
Мировой океан	361		152	55,0		0,01	3,9
Всего	510		333	170		3,6	1841

¹ Н. Lieth, R. H. Whittaker (eds.), 1975. The Primary Productivity of the Biosphere, New York, Springer.

Таблица 5-2
Биомасса

масса единицу и, кг/м	среднее	Глобальная биомасса, 10 ⁹ т
45		765
35		260
35		175
30		210
20		240
6		50
4		60
1,6		14
0,6		5
0,7		13
0,02		0,5
1		14
15		30
0,02		0,05
12,3		1837
0,003		1,0
0,02		0,008
0,01		0,27
2		1,2
1		1,4
0,01		3,9
3,6		1841

сферы в основном сосредоточена в океане, на долю которого приходится 70% поверхности планеты. Однако в действительности это не так, в чем мы могли убедиться при обсуждении продуктивности наземных и морских экосистем. Табл. 5-2 делает это имеющееся различие вполне очевидным: «типичная» наземная растительность (лес) примерно в десять раз продуктивнее, чем планктон большей части открытого океана. Несмотря на то что 70% поверхности земного шара занимает океан, общая чистая продукция суши почти в два раза выше, чем продукция океана. Половину продукции биосферы дают леса, которые перед началом освоения части лесных территорий для сельскохозяйственного использования занимали лишь 11% площади Земли. Различия запасов биомассы суши и моря еще более значительны. Общая биомасса растений суши почти в 500 раз превосходит биомассу растительности морей и в 1000 раз биомассу планктона океанов. Около 90% мировой биомассы сосредоточено в лесах.

Главной причиной, позволяющей объяснить существование этих различий, является стабильность поверхности суши. Растительный планктон, в котором доминируют кратковременно живущие одноклеточные организмы, не имеет возможности для аккумуляции и длительного сохранения элементов питания. В открытых океанических водах эти элементы беспрерывно теряются вследствие опускания планктона вниз. Леса занимают постоянные поверхности; здесь они могут развивать массивную структуру, которая способствует накоплению элементов питания в тканях растений и имеет тенденцию к частичному замыканию циклов минеральных элементов между этими тканями и почвой, что предотвращает их потери. Для растительного планктона физические процессы, такие, как турбулентные перемещения воды, являются факторами, определяющими обеспеченность его элементами минерального питания, а значит, и его продуктивность. Напротив, леса эволюционируют в направлении усиления биологического контроля над доступностью элементов минерального питания. Их способность к консервации питательных веществ позволяет им развивать сложную структуру сообщества, которая включает обширную листовую поверхность для осуществления фотосинтеза, одревесневшие ткани ствола и ветвей, поддерживающих листья в условиях обеспечения их светом, корни и проводящие ткани, которые снабжают водой и элементами минерального питания листья. Если планктон функционирует в условиях «примитивной» относительно бедной экономики, характеризующейся быстрой оборачиваемостью «капитала» и его малой аккумуляцией, то леса обладают «более развитой» экономикой с устойчиво высокой производительностью, которая существует благодаря

длительному накоплению капитала, то есть органического вещества.

Некоторые другие характеристики биосферы отражены в табл. 5-3. Большинство растительных сообществ в достаточно благоприятных условиях суши располагают для перехвата солнечного света поверхностью листьев от 3 до 8 м² в расчете на 1 м² поверхности почвы («индекс листовой поверхности» 3—8). Более высокие оценки этого показателя встречаются в ряде сообществ, особенно в лесах из вечнозеленых и хвойных растений. Общая листовая поверхность, оцененная для всех сообществ суши, составляет 644 × 10⁶ км² со средним листовым индексом 4,4. Средняя эффективность формирования чистой продукции сухого вещества и поглощения энергии на единицу площади листовой поверхности равна 178 г/м² листовой поверхности в год (760 ккал/м² листовой поверхности в год). Для наземных сообществ в благоприятных условиях существования эффективность продукции сухого вещества колеблется в общем от 150 до 300 г/м² листовой поверхности в год с наиболее низкими значениями в вечнозеленых сообществах; для многих сообществ аридных и холодных климатов этот показатель составляет от 50 до 150 г/м² листовой поверхности в год. В табл. 5-3 показаны расчетные данные о листовой поверхности и хлорофилле, в которые не включены зеленые поверхности стволов и ветвей и хлорофилл, содержащийся в живых тканях всех других, кроме листьев, органах и в мертвом органическом веществе.

Хлорофилл довольно равномерно распределен среди более продуктивных сообществ суши, однако различия в его концентрации между сообществами суши и воды очень существенны. Для большей части наземных сообществ (исключая наименее и наиболее продуктивные) содержание хлорофилла в листьях составляет от 1 до 4 г на 1 м² поверхности земли, что обеспечивает чистую первичную продукцию в диапазоне 200—2000 г/м²·год. Средняя эффективность продуктивности для хлорофилла листьев суши, выраженная как чистая первичная годовая продукция сухого вещества в граммах на каждый грамм хлорофилла, составляет 510 г/г, выраженная в энергии — 2200 ккал/г·год. Эффективность выше в лесах (в большинстве своем от 300 до 700 г/г с наименьшими значениями в вечнозеленых лесах умеренной зоны) по сравнению с пустынями, тундрами и сухими злаковниками (100—300 г/г). Для различных планктонных сообществ содержание хлорофилла колеблется в пределах 0,002—0,1 г/м² и обеспечивает первичную чистую продукцию в размерах от 50 до 1000 г/м²·год; для морского растительного планктона в табл. 5-3 приведены расчеты эффективности чистой первичной продукции в

Прочие характеристики продуктивности биосферы по основным экосистемам земного шара¹

Тип экосистемы	Площадь, 10 ⁶ км ²	Хлорофилл, 10 ⁶ т	Листовая поверхность, 10 ⁶ км ²	Масса подстилки 10 ⁹ т	Потребление животными, 10 ⁶ т/год	Продукция животных, 10 ⁶ т/год	Биомасса животных, 10 ⁶ т
Тропический дожде- вой лес	17,0	51,0	136	3,4	2 600	260	330
Тропический сезон- ный лес	7,5	18,8	38	3,8	720	72	90
Вечнозеленый лес умеренной зоны	5,0	17,5	60	15,0	260	26	50
Листопадный лес умеренной зоны	7,0	14,0	35	14,0	420	42	110
Бореальный лес	12,0	36,0	144	48,0	380	38	57
Редколесье и кустар- ники	8,5	13,6	34	5,1	300	30	40
Саванна	15,0	22,5	60	3,0	2 000	300	220
Злаковники умерен- ной зоны	9,0	11,7	32	3,6	540	80	60
Тундра и альпийская растительность	8,0	4,0	16	8,0	33	3	3,5
Пустынная и полу- пустынная расти- тельность (полу- кустарники и ку- старники)	18,0	9,0	18	0,36	48	7	8
Экстремальные пу- стыни, скалы, пе- ски и лед	24,0	0,5	1,2	0,03	0,2	0,02	0,02
Возделываемые земли	14,0	21,0	56	1,4	90	9	6
Болота и марши	2,0	6,0	14	5,0	320	32	20
Озера и реки	2,0	0,5	.	.	100	10	10
Все континенты	149	226	644	111	7 810	909	1 005
Открытый океан	332,0	10,0	.	.	16 600	2 500	800
Зоны подъема глу- бинных вод на по- верхность	0,4	0,1	.	.	70	11	4
Континентальный шельф	26,6	5,3	.	.	3 000	430	160
Заросли водорослей и рифы	0,6	1,2	.	.	240	36	12
Речные дельты	1,4	1,4	.	.	320	48	21
Мировой океан	361	18,0	.	.	20 230	3 025	997
Всего	510	244	.	.	28 040	3 934	2 002

¹ R. H. Whittaker, G. E. Likens (eds.). The Primary Production of the Biosphere. — «Human Ecology», 1 (4), 1973, p. 299–369; G. M. Woodwell, E. V. Pe-
can (eds.). Carbon and the Biosphere. — «Brookhaven Symposia in Biology», 24, 1973.

пересчете на каждый грамм хлорофилла — 3300 г/г, или 16 300 ккал/г. Средние количества хлорофилла на суше и в море составляют 1,5 и 0,05 г/м²; как видим, разница в 30 раз. Суша (исключая пустыни) может быть оценена как более зеленая, чем моря, и это различие в содержании хлорофилла отражает стабильность поверхности суши и размера существующего фотосинтетического аппарата.

Органическое вещество разными путями покидает биосферу и формирует глобальный запас мертвой органической массы, которую можно назвать некросферой. Одна из ее фракций приведена в табл. 5-3 как подстилка на поверхности почвы сообществ суши. Количество подстилки на единицу площади убывает от влажных к сухим местообитаниям (поскольку в этом же направлении убывает продуктивность) и от холодного к теплomu климату (поскольку в теплом климате быстрее протекает ее разложение). Общая масса подстилки, по-видимому, значительно меньше, чем «живая» биомасса суши (с включением в живую массу древесины стволов и мертвых сучьев на живом стволе), и примерно равна чистой годовой первичной продукции. Масса гумуса в почве варьирует, и ее трудно оценить, но полагают, что она много больше массы подстилки и, возможно, в глобальном масштабе имеет порядок от 2 до 3×10^{12} т. Имеются и другие, значительно бóльшие местонахождения органического вещества. Мертвое органическое вещество в морях, вероятно, превышает живое на 3—4 порядка. (Подсчитано, что оно составляет 10×10^{12} т.) Органические массы содержатся также в ископаемом топливе: в нефти (5×10^{11} т) и угле (5×10^{12} т). Ископаемое топливо — это результат аккумуляции чистой продукции экосистем в прошедшие геологические времена. Нефть, возможно, формировалась из жира диатомей и других морских организмов, которые постепенно аккумулялировались в отложениях на дне океанов, где химические процессы преобразовывали их в углеводороды. Последние накапливались в некоторых горизонтах, откуда человек и извлекает сегодня нефть при помощи скважин. Угли формировались в больших заболоченных лесах из деревьев вымерших типов в условиях, когда их ткани не могли разлагаться, подобно тому, как это происходит в современных лесах. Некоторая часть чистой продукции экосистем может и сегодня накапливаться как жиры, представляющие ступень к превращению в нефть, и как отложения торфа в болотах, однако возможности для образования угля в современных лесах отсутствуют полностью.

Другие мертвые органические вещества (например, кероген) широко распространены в осадочных породах, и, возможно, их масса может быть оценена в 10×10^{15} т, то есть она более чем в 5000 раз превышает массу организмов

биосферы. К
ходе которого
Только после
низмы, кисло
ность дышат
цированного
зована при
пород. Кис
мическое до
родных сое
(примерно
и превратит
кислорода
оказывала
ся и выше
превышавш
биосферу.
Последн
вторичной
требление
оценено ка
пустынь и
ковников.
дукции в о
нических в
поверхности
и в водорос
потреблени
ских сообщ
плазма/пое
ние) варьи
вотных, ко
5—15% у
ким значе
Для полу
потреблени
ста, приня
с пасущим
поедаются
Результат
может быт
ществах су
Эти цифр
мечательно
ции живот
возможно,
большая ча
организмам

биосферы. Кислород атмосферы — продукт фотосинтеза, в ходе которого и было накоплено органическое вещество. Только после того, как появились фотосинтезирующие организмы, кислород стал поступать в атмосферу и дал возможность дышать животным. Большая часть кислорода, продуцированного в прошлые геологические эпохи, была использована при окислении неорганических минералов горных пород. Кислород современной атмосферы представляет химическое дополнение некоторых из восстановленных углеродных соединений некротосферы. Если бы эту фракцию (примерно $1/15$) органического вещества некротосферы сжечь и превратить в углекислый газ и воду, то мировые запасы кислорода были бы истощены. Таким образом, биосфера оказывала химическое влияние на горизонты, располагавшиеся и выше и ниже земной поверхности и значительно превышавшие по массе существующую в настоящее время биосферу.

Последние колонки табл. 5-3 содержат попытку оценки вторичной продукции и биомассы животных. Среднее потребление чистой первичной продукции животными было оценено как 1% для культивируемых земель, 2—3% — для пустынь и тундр, 4—7% — для лесов и 10—15% — для злаковников. Потребление животными чистой первичной продукции в океане много выше и составляет в открытых океанических водах до 40%, в местах подъема глубинных вод на поверхность — 35%, в водах континентального шельфа — 30% и в водорослевых зарослях и речных дельтах — 15%. Среднее потребление равно 7% для сообществ суши и 36% для морских сообществ. Общая эффективность роста (новая протоплазма/поедаемая пища или вторичная продукция/потребление) варьирует в широких пределах: от нуля у некоторых животных, которые больше не растут и не размножаются, к 5—15% у многих растительноядных и к еще более высоким значениям, в первую очередь у молодых плотоядных. Для получения оценки вторичной продукции в табл. 5-3 потребление было помножено на общую эффективность роста, принятую как 15% для морских сообществ, злаковников с пасущимися млекопитающими и пустынь, где животными поедаются семена, и как 10% для всех остальных сообществ. Результаты показали, что вторичная продукция животных может быть меньше 1% чистой первичной продукции в сообществах суши и подниматься до 5% в сообществах морей. Эти цифры дают нам возможность сделать еще один замечательный вывод: три четверти мировой вторичной продукции животных (исключая человека и домашних животных), возможно, приурочены к океану. Но, как уже было показано, большая часть этой вторичной продукции связана с микроорганизмами (зоопланктоном), недоступными для использо-

вания их человеком. Продукция животных высших трофических уровней накапливается ими за счет потребления части этой вторичной продукции: продукция вторичных консументов плюс все высшие трофические уровни животных может составить около 10% тех значений, которые были получены нами при оценке продукции растительных, или первичных, животных консументов.

Эти результаты еще раз подчеркивают большую важность детритофагов. Оценки вторичной продукции бактерий и грибов дают еще менее значительные цифры, чем те, которые свойственны животным. Представляется обоснованным рассматривать биосферу как стремящуюся к устойчивому состоянию систему (если отвлечься от влияния человека), в которой чистая первичная продукция равна сумме расходов на дыхание всех гетеротрофных организмов. (Небольшие различия существуют в связи с переходом части чистой продукции экосистем из биосферы в осадочные отложения.) Исходя из этого приближенного равенства, можно полагать, что общая ассимиляция редуцентов должна приближаться к чистой первичной продукции за вычетом ассимиляции животных. При этом возникают сложности: нельзя адекватно оценивать роль симбионтов и вклад животных в детритные цепи. Тем не менее мы считаем, что 93% чистой первичной продукции поступает в распоряжение редуцентов на суше и, возможно, 63% — в океане. Эффективность роста (углерод новой протоплазмы/углерод субстрата) для редуцентов суши, вероятно, выше, чем аналогичный показатель у животных. Эффективность роста колеблется в пределах 30—40% для грибов, обеспечивающих разложение, 5—10% у аэробных бактерий и 2—5% у анаэробных бактерий. Если мы примем 20% за более или менее реальный показатель эффективности роста редуцентов наземных сообществ, тогда общая продукция редуцентов суши может иметь порядок 21×10^9 т/год, что выше, чем вторичная продукция животных суши, в 24 раза. Если принять эффективность роста для морских редуцентов в 5 или 10%, то продукция редуцентов моря может быть в пределах $1,5—3 \times 10^9$ т/год, или около половины той величины, которая вычислена нами для животных моря. Биомасса редуцентов большей частью остается неизвестной, но их малые размеры и быстрая смена поколений позволяют бактериям образовывать значительную вторичную продукцию. Биомасса бактерий и на море, вероятно, много меньше, чем у животных. На суше масса грибов может быть и не меньшей по сравнению с животными.

Для расчетов в табл. 5-3 использованы ограниченные доступные данные по биомассе животных. В большинстве сообществ суши биомасса животных сконцентрирована в

небольших
почвенных
червях и т.
крупных
падных лес
ставляющих
лесах, оче
биомассой.
беспозвоно
ся большие
преоблада
мелком и
биомасса
Микроскоп
как корм
потребляет
цию и био
ного план
тверды для
ностей стр
и в связи
жащих для
главу). П
использует
требляемо
на поддер
сравнению
очень мал
биомассой
Читате
здесь расч
ем. Однак
охарактер
торая под
объектом
настоящее
составляет
вещества)
его скота.
зошел до
скоро это
ных земе
ции суши,
вых культ
несколько
ляет в пи
(включая
количестве

небольших членистоногих с коротким циклом жизни и в почвенных организмах: клещах, ногохвостках, кольчатых червях и т. д. — в значительно большей степени, чем в более крупных позвоночных. (Певчие птицы, например, в листопадных лесах умеренной зоны имеют общую биомассу, составляющую всего лишь $0,1-0,2 \text{ г/м}^2$.) Дождевые черви в лесах, очевидно, являются группой животных с наибольшей биомассой. Масса позвоночных может превышать массу беспозвоночных только в некоторых злаковниках, где имеются большие популяции растительноядных животных. В море преобладающая часть биомассы животных сосредоточена в мелком и малозаметном зоопланктоне, а не в рыбах. Общая биомасса животных примерно одинаковая на суше и в море. Микроскопические клетки планктона растений очень удобны как корм для животных. Довольно большая часть того, что потребляется ($30-40\%$), поддерживает животную продукцию и биомассу животных, которые выше, чем у растительного планктона. Ткани наземных растений относительно тверды для поедания их животными как вследствие особенностей структуры (вспомним прежде всего древесину), так и в связи с содержанием в них химических веществ, служащих для защиты растений от животных (см. следующую главу). Преобладающая масса растительной пищи на суше используется редуцентами. И только небольшая часть потребляемой животными пищи (от 1 до 15%) затрачивается на поддержание их продукции, очень незначительной по сравнению с продукцией растений, а биомасса животных очень мала (возможно, одна-две тысячных) по сравнению с биомассой долголетних растений.

Читатель может заметить, что многие из приводимых здесь расчетов лежат на границе между знанием и незнанием. Однако интересно, хотя бы на этом уровне, попытаться охарактеризовать числом органическую пленку Земли, которая поддерживает жизнь человечества и теперь является объектом влияния человека. Место человека в биосфере в настоящее время не такое уж малозначительное. Биомасса составляет (на уровне 1970 г.) около $52 \times 10^6 \text{ т}$ (сухого вещества) для народонаселения мира и $265 \times 10^6 \text{ т}$ — для его скота. Если человек по своей биомассе еще и не превзошел дождевых червей мира, то, по-видимому, он сможет скоро это сделать. Урожай, собираемый человеком с пахотных земель, продуцирующих несколько более $\frac{1}{10}$ продукции суши, равен (в 1970 г.) около $1200 \times 10^6 \text{ т/год}$ зерновых культур и других пищевых растений, что составляет несколько более $\frac{1}{100}$ продукции суши. Человек потребляет в пищу животных суши в количестве $72 \times 10^6 \text{ т/год}$ (включая молоко и яйца) и животных водных бассейнов в количестве $16,5 \times 10^6 \text{ т/год}$, причем около 88% этой

продукции дают океаны. Человек использует древесину в размере около $2,2 \times 10^9$ м³/год, что эквивалентно более чем 2×10^9 т/год надземной массы в сухом веществе, отчуждаемой в лесу при рубках. Вырубка и расчистка лесов под сельскохозяйственные угодья ускоряется, что, возможно, уже уменьшило биомассу лесов в наши дни по сравнению с 1950 г., оценки для которого приведены в табл. 5-2.

Энергия солнечного света в видимой части спектра, доступная для фотосинтеза растений на земной поверхности, составляет в среднем 55 ккал/см²·год. Мы уже приняли эффективность первичной продукции как 0,91% для лесов и 0,066% для сообществ морского планктона. Поскольку на Земле широко распространены океаны и аридные и холодные пустыни суши, средняя эффективность для земной поверхности смещена в сторону более низких значений. Расчетная величина среднегодовой чистой первичной продукции биосферы составляет 336 г/м²·год, что эквивалентно 1490 ккал/м²·год и подразумевает общую эффективность чистой мировой первичной продукции, равной 0,27%. Соответствующая эффективность энергии валовой первичной продукции немногим более чем вдвое выше — около 0,6%. (Общая первичная продукция несколько меньше чем в 2 раза ниже чистой первичной продукции в морях, но более чем вдвое превышает ее на суше; средние отношения соответственно 1,5 и 2,7.) Человек освобождает энергию со все возрастающей интенсивностью из аккумулированных запасов фотосинтеза прошлых времен, сжигая и перерабатывая нефть и уголь. Общее количество энергии, освобождаемое человеком в промышленности (преимущественно за счет ископаемого топлива), составляет (на уровне 1970 г.) $4,7 \times 10^{10}$ ккал/год. Эту энергию еще в значительной степени превосходит энергия, фиксируемая в валовой первичной продукции земного шара, составляющая около 17×10^{17} ккал/год. В отличие от продуктивности планеты освобождение человеком энергии и эксплуатация биосферы возрастают экспоненциально. Мировое потребление энергоресурсов в промышленности увеличивается в среднем со скоростью 4% в год, а в США эта величина в последние годы приблизилась к 7%. Использование человеком энергии еще не настолько существенно, чтобы конкурировать с продуктивностью биосферы, но уже вполне достаточно для того, чтобы начать изменять ее параметры.

Резюме

Возможно, что наиболее важной характеристикой экосистемы является ее продуктивность, главным образом скорость созидания первичного органического вещества в ходе

фотосинтеза в расчете на единицу площади и за единицу времени. Размеры биологической активности сообщества и жизнедеятельность человечества зависят от энергии, заключенной в валовой первичной продукции, от энергии, связываемой в процессе фотосинтеза. Продуктивность контролируется многими условиями среды, в первую очередь количеством доступных питательных веществ, доступной воды (на суше) и температурой; самая высокая продуктивность достигается при благоприятном сочетании этих условий. Большие пространства континентов заняты пустынями с их низкой продуктивностью из-за климатической сухости и/или очень низкой температуры; даже огромные площади океанов — это своеобразные «пустыни», низкая продуктивность которых обусловлена недостаточным содержанием питательных веществ в приповерхностных слоях воды.

Три основных типа питания, и соответственно способа использования продукции, представляют три функциональных царства природных сообществ: продуценты, или зеленые растения, которые сами создают свою пищу и в результате дыхания расходуют часть ее для своих нужд; консументы, или животные, которые питаются за счет поглощения и внутреннего переваривания органического вещества, и редуценты — бактерии и грибы, живущие за счет поглощения пищи, осуществляя ее внешнее переваривание и разлагая органическое вещество до неорганических продуктов. Валовая первичная продукция за вычетом расходов на дыхание — это есть чистая первичная продукция, и ее могут потреблять консументы и редуценты. Органическое вещество и энергия проходят через пищевые цепи от растений через первых консументов (или первых редуцентов) ко вторичным и третичным консументам (или редуцентам). Ступени на пищевых цепях, по которым распределяются организмы в зависимости от их позиции в цепи, — это трофические уровни.

Вследствие рассеивания энергии в результате дыхания организмов на каждом трофическом уровне происходит и ступенеобразное падение продуктивности, обобщаемое пирамидой последовательности трофических уровней. Если чистая первичная продукция быстро потребляется консументами, то сообщество может иметь очень малую биомассу растений, что мы видим на примере планктона. Если это потребление несколько замедленно, то происходит аккумуляция значительной биомассы в сложно организованных структурах, например в лесах. Если скорость продуцирования органического вещества превышает скорость его разложения, то происходит увеличение биомассы и усложнение структуры сообщества, что наблюдается при сукцессиях. Если интенсивности фотосинтеза и дыхания, продукции и разложения сбалансированы, сообщество пребывает в устойчивом состоянии, как в случае кли-

макса. Возможность поддержания относительно высокой продукции в устойчивом состоянии зависит от деятельности консументов и редуцентов. Эти организмы, разлагая растительный материал, выделяют неорганические элементы минерального питания, которые вновь потребляются растениями, и таким образом обеспечивают непрерывную циркуляцию минеральных веществ в экосистеме.

Общая чистая первичная продукция биосферы, то есть продукция всех входящих в сообщества организмов земной поверхности, составляет 170×10^9 т сухого органического вещества в год. Сообщества суши в среднем более продуктивны, чем сообщества океана: около двух третей глобальной продукции производится ими. Поскольку биомасса сообществ суши интенсивно аккумулируется в древесных тканях, различия в биомассе суши и моря еще более разительны: биомасса сообществ суши составляет около 1800×10^9 т, то есть более чем в тысячу раз превышает биомассу растений морского планктона. Глобальная эффективность первичной продукции составляет около 0,27% для чистой и 0,6% для валовой первичной продукции по отношению к энергии видимой части солнечного света, поступающего на поверхность Земли. Человек получает ежегодно около 1200×10^6 т растительной и 90×10^6 т животной пищи из биосферы. Это использование биосферы и высвобождение энергии в процессе промышленного производства пока еще малы по сравнению с продукцией биосферы в целом, однако давление человека на биосферу возрастает по экспоненте.

В
из в
и р
пере
ное
лее
при
вним
пере
теку
прим
учас
бала
ко
разл
сред
нии
и ка
и п
сооб

ност
ния
ного
фос
в ла
на,
сооб
дел
в н
орга
был
ты)
Р32

Глава 6

Круговорот питательных веществ

Вещества в экосистеме циркулируют: они извлекаются из внешней среды, проходят через продуценты, консументы и редуценты и возвращаются обратно в среду. Процессы переноса и концентрации вещества в экосистемах имеют важное значение для человека, и их роль в этом плане все более и более возрастает. Мы проиллюстрируем некоторые принципы круговорота питательных веществ, обратив особое внимание на пути взаимодействия частей экосистемы при переносе питательных веществ и на участие в этом процессе текучих вод. Термин «питательное вещество» может быть применен к любому веществу, которое поступает в организм, участвует в обмене веществ или выступает как часть ионного баланса (исключая токсины и вещества, используемые только как поведенческие сигналы). В этой главе мы обсудим различные типы химического обмена между организмами и средой и между организмами, сделав акцент на рассмотрении таких неорганических элементов и ионов, как кальций и калий, нитраты и фосфаты, которые присутствуют в воде и почве и могут быть поглощены и включены в функцию сообщества.

Фосфор в аквариуме и озерах

Фосфор играет главную роль в определении продуктивности планктонных сообществ. Для более глубокого изучения роли фосфора в водных сообществах в качестве меченого атома следует использовать радиоактивный изотоп фосфора P^{32} . Такие эксперименты могут быть проделаны в лаборатории с использованием либо проб воды и планктона, взятых из природных водных сообществ, либо небольших сообществ, которые развиваются в течение нескольких недель в аквариуме, заполненном водой с содержащимися в ней питательными элементами и заселенном прудовыми организмами. Такой микрокосм в 200-литровом аквариуме был помечен 100 милликюри P^{32} (в виде фосфорной кислоты); результат показан на рис. 6-1. После введения изотопа P^{32} произошли следующие изменения.

1. Вначале наблюдалось очень быстрое перемещение

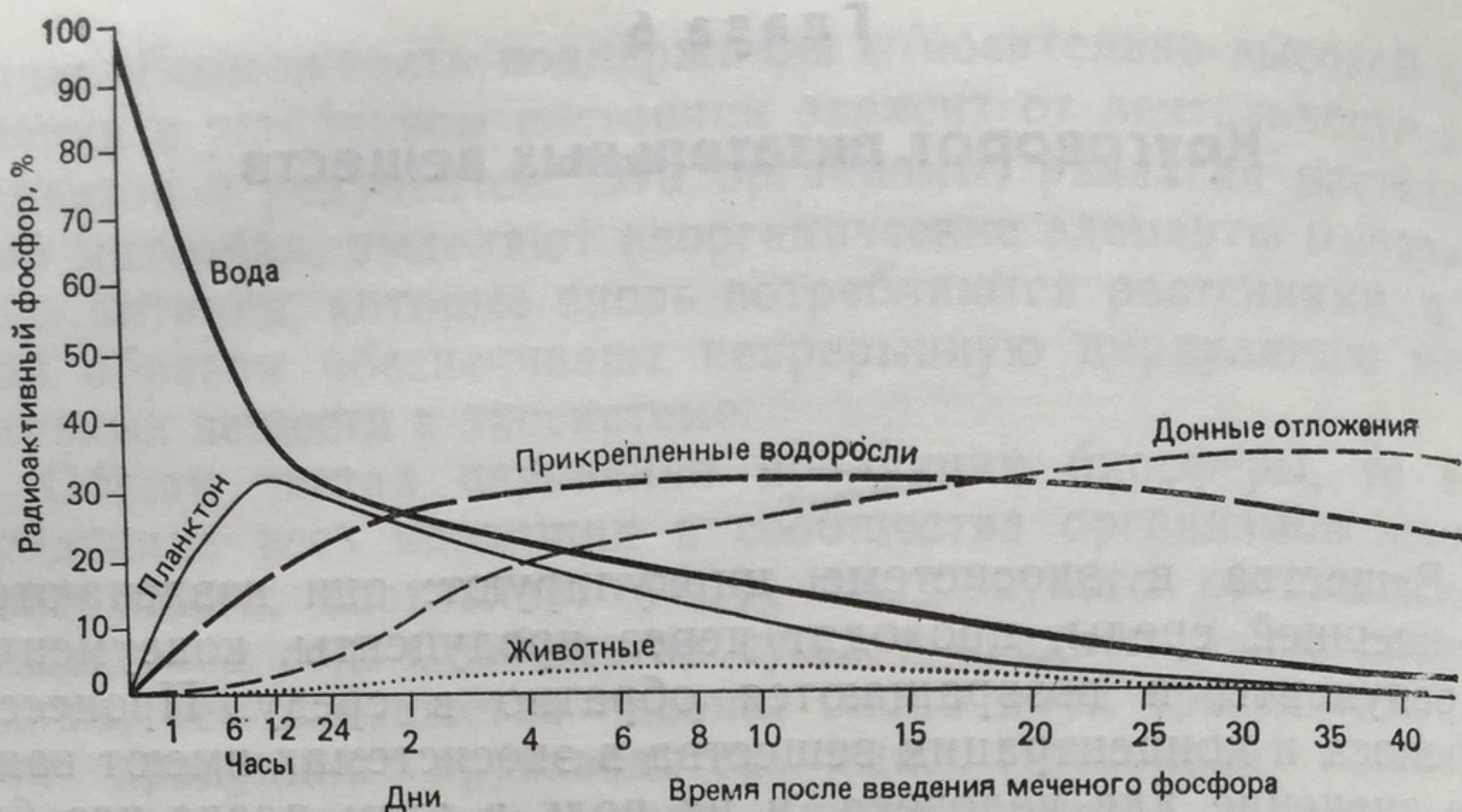


Рис. 6-1. Движение радиоактивного фосфора в аквариумном микрокосме. Количество (в %) меченого фосфора в данный момент (после поправки на радиоактивный распад) соотнесено с временем его введения («корне-квадратичная» шкала). (R. H. Whittaker. Experiments with radiophosphorus tracer in aquarium microcosms, «Ecological Monographs», 31, 1961, p. 157—188.)

фосфора из воды в планктонные организмы и обратно в воду. В этом эксперименте половина введенного количества P^{32} в течение двух часов перешла в планктон (преимущественно состоящий из одноклеточных зеленых водорослей), а через 12 часов распределение P^{32} было в состоянии стабильного баланса между планктоном и водой. В других экспериментах, где использовались мелкопористые фильтры для полного отделения мелких клеток планктона и частиц с бактериями от воды, было отмечено еще более быстрое поглощение (свыше половины за три минуты) и наступление состояния баланса (93% в планктоне и в частицах спустя 20 минут). Для двух экспериментов скорости оборота (исчисляется по доле P^{32} , возвращающегося из планктона в воду за единицу времени) были равны 0,27 в час и 0,013 в минуту. Столь быстрые перемещения изотопа обусловлены адсорбцией его на поверхности клеток и поглощением «внутри» клеток. Масса планктона по отношению к массе воды, в которой он взвешен, очень мала. Но большая часть фосфатов заключена именно в этом крохотном объеме, и поэтому концентрация P^{32} в планктоне во много тысяч раз выше, чем в воде. Отношение концентраций (выраженное как частное от деления содержания P^{32} в единице сухой массы организмов на содержание P^{32} в эквивалентной массе воды) при низком содержании фосфатов в воде составляет в некоторых случаях величину порядка от одного до двух миллионов.

2. Несколько медленнее, на протяжении первых часов эксперимента P^{32} проникает в прикрепленные водоросли, растущие на стенках аквариума, и в ил отложений на его дне. Максимум содержания P^{32} на единицу веса и примерное равновесие с водой были достигнуты для водорослей через 24 часа. (Вообще, чем крупнее организм, чем выше его масса и запас фосфора в нем, тем ниже скорость кругооборота этого запаса, тем медленнее происходит извлечение элемента единицей массы, тем позже достигается равновесие и медленнее совершаются отклонения от него, если, разумеется, эксперимент продолжается так долго, что эти отклонения можно наблюдать.) Поскольку часть вещества переместилась в прикрепленные водоросли, количество P^{32} в планктоне и в воде уменьшилось. Несмотря на то что равновесие содержания изотопа в единице массы водорослей и воды было достигнуто в течение первого дня, общее количество P^{32} в водорослях продолжало увеличиваться, так как их масса нарастала до шестого дня наблюдений. С этого времени вследствие обмена P^{32} между водорослями и водой отмечался прямой переход P^{32} из водорослей в воду, по мере того как содержание P^{32} в воде падало.

3. Меченые атомы проникали в животных (мелкие водные насекомые, поедающие планктонные водоросли; улитки, питающиеся водорослями на стенках аквариума) более медленно, чем в их пищу; скорость поступления менялась в зависимости от характера пищи, размеров и других характеристик животных. Через поедающих растительный планктон животных P^{32} попадает в хищных животных (рыб, питающихся водными насекомыми). Несмотря на то что скорость поглощения вдоль пищевой цепи уменьшается, концентрация P^{32} в животных может быть очень высокой.

4. На последнем этапе эксперимента увеличивалась доля меченых атомов в донном иле, осадке (постоянно оседающий планктон и экскременты животных) и в пленке микроорганизмов, образующейся на стенках аквариума. В то же время между этими тремя частями экосистемы и водой продолжался некоторый обмен радиоактивным изотопом. Отмечалось, однако, и непосредственное движение P^{32} «книзу» — переход из воды и состояния активной циркуляции между водой и организмами в менее подвижные или связанные формы осадка, ила и поверхностной пленки. К концу эксперимента через 45 дней после его начала, в ходе постепенной аккумуляции три четверти первоначального количества P^{32} перешли в эти запасные, менее активные формы круговорота.

Из числа меченых атомов в эксперименте могут использоваться не только P^{32} , но и другие радиоактивные изотопы, однако исследования с их применением пока еще редки. Закономерности переноса P^{32} в общих чертах иллюстрируют

закономерности циркуляции и других веществ, но детали процессов, естественно, будут различны. Интересно выяснить, является ли передвижение P^{32} в озере аналогичным этому процессу в аквариуме? В общем они похожи. Изотоп P^{32} вводился в поверхностные слои озера и быстро захватывался планктоном, частицами и бактериями, так что лишь малая его часть оставалась в воде. Происходило медленное и длительное поступление изотопа в укоренившиеся растения вдоль берегов озера, тела животных и донные отложения. Высшие растения выступают здесь как аналоги прикрепленных водорослей в аквариуме, но прохождение фосфора через них, по-видимому, включает два процесса, идущие с разными скоростями: быстрое поглощение и выделение диатомеями и другими микроорганизмами, образующими поверхностную пленку на высших растениях, и медленная миграция через собственно ткани растений.

Применение меченого фосфора для исследования озер позволяет провести дальнейшие наблюдения. Летом воды многих озер стратифицированы. Верхний слой теплой воды, обычно глубиной в несколько метров, отделен термоклином (зона быстрого изменения температуры с глубиной) от массы холодной воды на глубине (рис. 6-2). Радиоактивный изотоп P^{32} , введенный в поверхностные слои, может быть прослежен ниже термоклина, в глубоких водах. Это перемещение химического элемента означает, что оседающий планктон и частицы подобно тому, как это происходит в открытом океане, переносят вниз питательные вещества из поверхностных слоев. В глубоких водах была вскрыта бутылка, в которой содержался P^{32} , с тем чтобы проследить перемещение изотопа в этих условиях. В одном таком эксперименте было установлено, что P^{32} растекается со скоростью около 3 м в день вглубь, но крайне медленно проникает через термоклин в поверхностные слои. На глубине P^{32} может переходить из воды в ил вместе с оседающими частицами и поглощаться бактериями и другими организмами, обитающими в иле. Некоторое количество P^{32} выделяется из ила в воду. В среднем этот возврат меньше, чем поступление в ил, и это вызывает прогрессирующее накопление P^{32} в иле. Интенсивность круговорота и аккумуляции P^{32} в иле зависит от содержания кислорода в глубоких водах. При наличии свободного кислорода фосфор быстрее удаляется из воды и накапливается в иле, чем в условиях его недостатка.

Результаты этих наблюдений имеют причастность к продуктивности озера в ряде отношений. Если концентрация фосфатов в воде увеличилась за счет внесения фосфорных удобрений, то со временем она вновь понижается (в воде и в планктоне обычно в течение нескольких недель) до

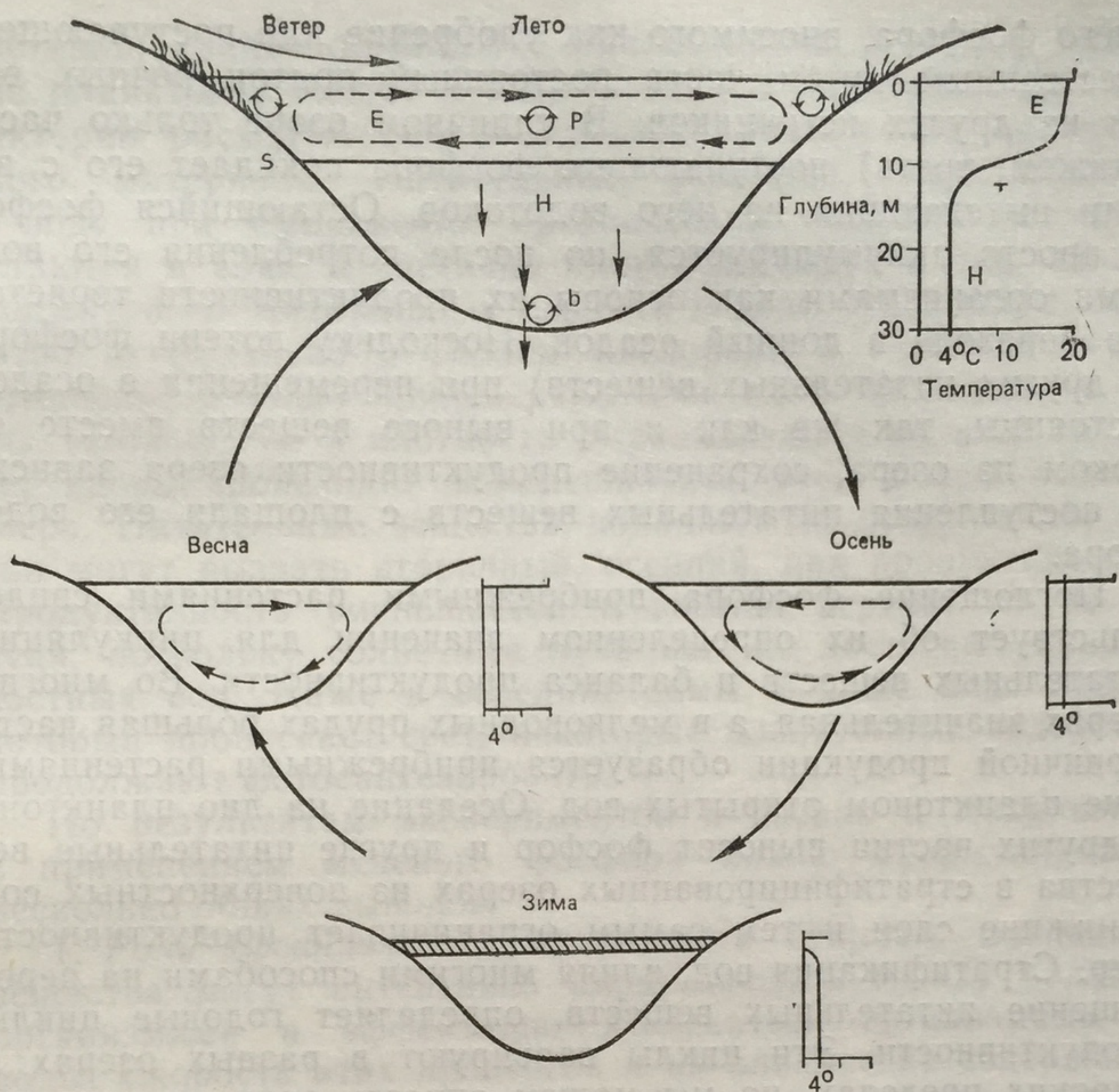


Рис. 6-2. Сезонный цикл в озере в условиях умеренного климата. *Лето:* Толща озерной воды расчленена на верхний слой теплой воды (*E* — эпилимнион) и нижний слой холодной и плотной воды (*H* — гипolimнион). Как показано на кривой температуры, слой быстрого изменения температуры с глубиной — термоклин, *T*, — разделяет теплую и холодную воду. Циркуляция элементов питания показана малыми окружностями: *P* — планктон, *s* — прибрежное сообщество, *b* — бентос, донное сообщество. Ветер обуславливает перемешивание воды в верхнем слое, в результате чего питательные вещества мигрируют между планктонным и прибрежным сообществами. Организмы опускаются вниз через глубокие слои воды, перенося частицы и питательные вещества на дно, где они могут включаться в циркуляцию между водой и донными отложениями, но где имеется и перемещение в седимент. *Осень.* Вода в озере охлаждается до температуры, одинаковой на разной глубине, и циркуляция в озере определяется ветром. *Зима.* Вода застойная, температура около 4°C, исключая слои близ поверхности, покрытой льдом. *Весна.* Верхние слои воды нагреваются, пока температура воды по всей глубине не станет одинаковой, циркуляция вновь охватывает всю толщу воды. Дальнейшее нагревание поверхности воды приводит снова к летней стратификации.

первоначального уровня. Однократное удобрение, таким образом, вызывает лишь временное увеличение продуктивности. Некоторое количество удобрений может выноситься из озера вытекающими из него речками. Тем не менее озеро удерживает в своем бассейне большую часть попадающего

в него фосфора, вносимого как удобрение или поступающего естественным путем через постоянный приток речных вод или из других источников. В типичном озере только часть (скажем, треть) поступающего фосфора покидает его с водами вытекающих из него водотоков. Остающийся фосфор не просто аккумулируется, но после потребления его водными организмами как основы их продуктивности теряется при переходе в донный осадок. Поскольку потери фосфора (и других питательных веществ) при перемещении в осадок постоянны, так же как и при выносе веществ вместе со стоком из озера, сохранение продуктивности озера зависит от поступления питательных веществ с площади его водосбора.

Поглощение фосфора прибрежными растениями свидетельствует об их определенном значении для циркуляции питательных веществ и баланса продуктивности. Во многих озерах значительная, а в мелководных прудах большая часть первичной продукции образуется прибрежными растениями, а не планктоном открытых вод. Оседание на дно планктона и других частиц выносит фосфор и другие питательные вещества в стратифицированных озерах из поверхностных вод в нижние слои и тем самым ограничивает продуктивность озер. Стратификация вод, влияя многими способами на перемещение питательных веществ, определяет годовые циклы продуктивности. Эти циклы варьируют в разных озерах в широких пределах, но мы можем описать один из них, достаточно типичный для некоторых средних по размерам озер в условиях умеренного климата (рис. 6-2).

В зимнее время вода достаточно холодная (на глубине близ температуры максимальной плотности около 4°C) и стабильная (в особенности если температура воды у поверхности ниже 4°C или если вода замерзла). Продуктивность низка, питательные элементы проявляют тенденцию аккумулироваться в глубоких водах. Весной, когда вода имеет одну и ту же температуру (которая может быть около 4°C) по всей глубине и нет особых различий в плотности, воды озера легко перемешиваются ветром. Питательные вещества выносятся на поверхность, и в то время, когда освещенность увеличивается и поверхность воды нагревается до 4°C и выше, наступает «весеннее цветение» и пик продуктивности планктона. Летом озеро может быть вновь стратифицировано и ветер перемешивает только теплые, менее плотные приповерхностные воды, глубокие же воды остаются холодными с температурой обычно около 4°C . В течение лета содержание питательных веществ в поверхностных слоях и определяемая ими продуктивность уменьшаются. Если тем не менее озеро продуктивно, опускание в глубину большого количества мертвого органического вещества (включая остатки прибрежных

растений, принос органики с прилегающих участков, оседание планктона) может истощить запасы кислорода, так как бактерии расходуют его в процессе разложения органического материала. Питательные вещества, выделяющиеся в воду при разложении органических остатков, частично остаются в воде, а частично аккумулируются в иле, однако концентрация питательных веществ в воде будет выше, если озеро продуктивно и запасы кислорода в глубоких водах истощены. Осенью приповерхностные слои остывают, и тогда температура и плотность выравниваются по всей глубине; вновь происходит перемешивание всей массы воды в озере. Питательные вещества попадают на поверхность, где они могут вызвать вторичный, осенний, пик продуктивности. Продуктивность уменьшается в зимний период, но не до нуля, поскольку солнечные лучи все же достигают поверхностных вод. Даже в середине зимы и даже подо льдом, который пропускает свет, некоторые планктонные водоросли продолжают фотосинтезировать.

По результатам экспериментов в озерах и микрокосме с применением меченого фосфора можно сформулировать несколько общих выводов.

1. *Роль организмов в круговороте веществ.* Введенные вещества могут интенсивно циркулировать между водой и организмами и эффективно извлекаться организмами из воды. Скорость этих процессов и их влияние на содержание веществ в воде подчеркивают большое значение реакции организмов и сообществ на химические свойства среды и влияние организмов на эти свойства. Поглощение и аккумуляция веществ организмами (и осаждение мертвых остатков) вызывает медленный отток введенного вещества из воды, содержащей планктон, в другие части экосистемы.

2. *Относительно высокая концентрация веществ в организмах.* Несмотря на то что эта концентрация зависит от многих факторов, она во много тысяч раз выше концентрации веществ в среде, что для организмов является общим правилом. Такие высокие соотношения проявляются как для основных питательных элементов, например для фосфатов, так и для токсичных веществ.

3. *Интенсивное удаление веществ из среды, а не их стабильное состояние.* Когда вещество однократно введено до уровня биологической концентрации, как было описано в эксперименте с микрокосмом, оно сразу же поглощается организмами и со все возрастающей скоростью переходит из активного круговорота в менее активные или совсем неактивные формы. Концентрация удобрения (такого, как фосфаты), внесенного однократно, будет уменьшаться в направлении стабильного состояния, которое определяется функциональными характеристиками экосистемы, существо-

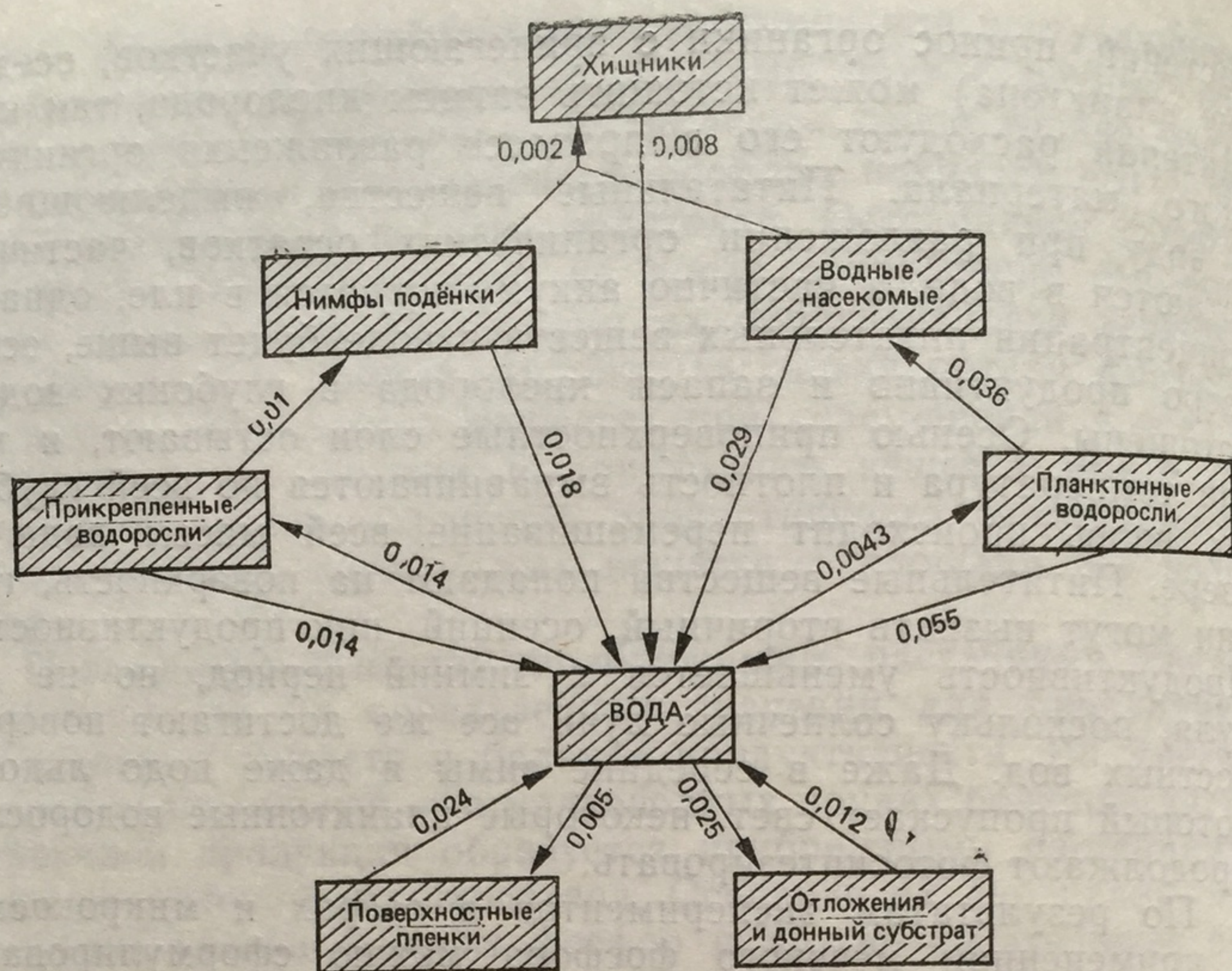


Рис. 6-3. Перенос радиоактивного фосфора в экспериментальном пруду. Числа — скорость переноса в час доли радиоактивного фосфора P^{32} (десятичные дроби), находящегося в соответствующем источнике; стрелки указывают направление движения. (R. H. Whittaker, «Ecological Monographs», 31, 1961, p. 157—188.)

вавшими до внесения. Тем не менее, когда вещество вводится непрерывно и превращается в стимулятор процессов, оно может стать одним из факторов, определяющих устойчивое состояние системы. Развивается новый вариант концентрации веществ и скорости их перемещения в соответствии с новой скоростью поступления и ее отношением к новой скорости кругооборота и удаления из системы.

4. *Сложность структуры переноса.* Закономерности движения P^{32} , установленные для микрокосма аквариума, отражены на рис. 6-3. Диаграмма ни в коем случае не описывает простой цикл: вода — растение — животное — вода, но в какой-то мере она все же иллюстрирует всю сложность процесса перемещения P^{32} в пруду. Скорости и пути переноса изменяются весьма различно для разных веществ в данной экосистеме и для данного вещества в разных экосистемах.

5. *Единство обмена в экосистеме.* Многообразие форм переноса, сложный обмен многих неорганических и органических веществ, взаимоотношения организмов друг с другом и со средой определяют функциональное единство экосистемы. Тип круговорота вещества в большой экосистеме, такой, как озеро, является совокупным результатом перемещения

вещества в пространстве (в воде или воздухе и внутри организмов) и его локальных потоков (перенос между организмами и средой и вдоль пищевых цепей).

Питательные вещества в лесу

Некоторые аспекты круговорота питательных веществ гораздо удобнее изучать в лесу, чем в водоемах. Более сложная и массивная структура леса позволяет легче разграничивать различные ткани и организмы и измерять степень переноса веществ между ними. В частности, анализ содержания элементов минерального питания в тканях растений может дополняться измерением биомассы и чистой продукции этих растительных тканей. К этим данным должны быть добавлены результаты измерений поступления питательных веществ в почву с атмосферными осадками и количества растительных тканей и содержащихся в них питательных веществ, съедаемых животными, а также (если это возможно) информация о выделении и передвижении питательных веществ из растений в почву. Эти данные свидетельствуют о том, что перенос питательных веществ в лесу отличается от аналогичного процесса в озере, хотя лежащие в основе циклов веществ принципы — экосистема как функциональная система, в которой окружающая среда и сообщество связаны воедино круговоротом питательных веществ, — остаются теми же самыми.

Большая часть элементов минерального питания поступает в организмы леса и во всю биоту экосистемы исключительно через корни растений. Корни простираются в почве, разветвляясь во все более и более тонкие окончания, и таким образом охватывают достаточно большой объем почвы, что обеспечивает большую поверхность поглощения питательных веществ. Площадь поверхности корней сообщества не измерялась, но можно предполагать, что она превышает площадь поверхности листьев¹. Во всяком случае, питательные вещества преимущественно поступают в сообщество не через поверхность самих корней (и не через корневые волоски для большинства растений), а через значительно преобладающую по площади поверхность грибных гифов. Поверхность преобладающей части корней является микоризной (то есть покрытой грибным мицелием, который находится в симбиозе с корнем), и гифы этих грибов простираются от корней в почву; для большинства наземных растений грибы являются посредниками при поглощении питательных веществ.

¹ Для травяных ценозов эта величина измерялась. Установлено, что поверхность подземных органов в десятки раз превышает поверхность листьев. — *Прим. ред.*

Питательные вещества поглощаются растениями вместе с почвенной водой, но это поглощение избирательно и не похоже на простое осмотическое, или пассивное, всасывание. При поглощении ряда питательных веществ для преодоления градиента концентрации (от менее концентрированного почвенного раствора к высоким концентрациям в протоплазме) затрачивается энергия. Лишь некоторые питательные вещества поглощаются в весьма незначительных количествах, несмотря на их относительно высокое содержание в почве. Питательные вещества могут также усваиваться с поверхности почвенных частиц или разложившегося органического вещества микоризными грибами и переходить затем от грибов к растениям.

В растении питательные вещества перемещаются внутри корней по их разветвлениям к основанию ствола и далее движутся вверх по стволу к листьям и другим надземным тканям. Мы отмечали, что около половины чистой первичной продукции дерева идет на формирование древесины и коры ствола и ветвей и около трети — на создание листьев. Распределение элементов минерального питания в листьях совершенно иное. Листья являются сложно построенными органами, состоящими почти целиком из живых клеток, которые специализированы для фотосинтеза и других метаболических процессов и характеризуются достаточно высоким содержанием протоплазмы и питательных веществ, используемых протоплазмой. Древесина между тем приспособлена поддерживать растение и транспортировать воду и другие вещества. Большая часть древесины состоит из мертвых водопроводящих сосудов ксилемы и в целом менее насыщена протоплазмой, чем листья. Неодинаковость использования различными тканями растений питательных веществ отражена в табл. 6-1. В ее последней колонке приведено соотношение концентрации элементов минерального питания в листьях и древесине. Содержание многих элементов в листьях (на единицу сухого веса) в 6—20 раз выше, чем в древесине. Обобщая, можно считать, что около трех четвертей всех находящихся в обращении минеральных элементов, используемых растением для формирования чистой надземной первичной продуктивности, содержится в листьях. В камбии и живой коре заключено минеральных веществ больше, чем в древесине и мертвой коре. Содержание питательных веществ в других непродолжительно живущих частях растений (цветках, плодах и почечных чешуях) на единицу их массы является относительно высоким.

Таким образом, мы установили обратную зависимость между долговечностью тканей деревьев и содержанием в них питательных веществ. Одновременно питательные вещества концентрируются и во внутренней мертвой древесине, где

Сод
тк
(Асер

Элеме

Азот
Фосфор
Сера
Кальций
Калий
Магний
Марганец
Железо
Цинк
Натрий
Медь
Вес зол

Gosz (e

сохран
не умр
тельны
 достато
питател
жизни
пическ
умерен
татель
ных тк
тением
приспо
при ф
часть
слишко
листья
некотор
сосны
падные
шего
потому
потому,

Таблица 6-1

Содержание элементов минерального питания в растительных тканях (в частях на миллион сухого веса) клена сахарного (*Acer saccharum*) в смешанном листопадном лесу Хаббард-Брук, Нью-Гэмпшир¹

Элемент	Древесная сердцевина ствола	Заболонь ствола	Кора	Ветви	Растущие побеги	Летние листья	Осенние листья	Листья/заболонь
Азот	970	980	5 500	3 700	13 400	22 000	8 400	22,5
Фосфор	40	100	300	700	1 800	1 800	400	18,0
Сера	90	110	640	450	800	2 100	1 450	19,1
Кальций	3 200	1 000	14 100	4 300	16 200	6 000	5 000	6,0
Калий	3 000	700	2 900	1 700	9 300	10 100	5 400	14,4
Магний	600	200	600	300	1 000	1 200	600	6,0
Марганец	470	140	940	580	1 330	1 740	2 140	12,4
Железо	18	21	55	24	54	120	97	5,7
Цинк	10	8	29	19	62	52	32	6,5
Натрий	10	7	93	7	40	16	18	2,3
Медь	0,5	1	6	4	13	9	7	9,0
Вес золы	13 900	4 200	45 400	16 600	58 700	56 500	43 700	13,4

¹ G. E. Likens, F. H. Bormann, «Yale Univ. Forest Sch. Bul.», 79, 1970
Gosz (et al), «Ecology», 53, 1972, p. 769.

сохраняются десятилетиями или столетиями, пока деревья не умрут и не упадут, а их ствол — не разложится. Цикл питательных веществ из почвы в древесину и обратно в почву достаточно медленный, и количество участвующих в нем питательных веществ относительно мало. Продолжительность жизни листьев в листопадном лесу несколько месяцев, в тропическом дождевом лесу — около года, в вечнозеленых лесах умеренной зоны — несколько лет. Превалирующая доля питательных веществ используется именно в этих недолговечных тканях и сравнительно быстро циркулирует между растением и почвой. Вероятно, эта особенность есть результат приспособления растений: экономить питательные вещества при формировании древесины, а направлять их большую часть в листья и другие более активные ткани. Однако слишком быстрый круговорот питательных веществ через листья не всегда может быть выигрышным для растений. На некоторых почвах низкого плодородия в умеренной зоне сосны оказываются в более выгодном положении, чем листопадные деревья. Сосны могут иметь преимущества для лучшего сохранения запаса питательных веществ, во-первых, потому, что их листья живут на дереве долго, во-вторых, потому, что после опада листья медленно разлагаются и

питательные вещества освобождаются также постепенно. Напротив, в листопадном лесу в ежегодном цикле при листопаде за короткий осенний период сразу освобождается много питательных веществ, и эти опавшие менее устойчивые к воздействию сапротрофов листья разлагаются быстрее.

На возврат питательных веществ в почву воздействуют и другие процессы. Так, с возрастом листьев меняется их вес и содержание в них элементов питания. Незадолго перед тем, как листья листопадных деревьев упадут, некоторое количество органического вещества, сохранившегося в подвижных формах, перемещается из листьев в побеги. В это время концентрация одних минеральных элементов питания в листьях увеличивается, других — уменьшается. Различия между летними и осенними листьями перед началом листопада у одного вида деревьев показаны в табл. 6-1. Ответ на вопрос о том, концентрация каких питательных веществ в листьях возрастает, а каких — уменьшается, прежде чем они опадут, зависит от вида деревьев, однако содержание таких важных элементов, как азот и фосфор, в основном всегда уменьшается¹. Осенний отток питательных веществ из листьев в побеги предотвращает их потери с листопадом. Но накоплению питательных веществ в растениях противодействует другой процесс — их смыв дождем с поверхности листьев (и коры). *Вымывание* — это растворение водой веществ и перенос их в основном вниз, с поверхности растения в почву, и далее из верхних слоев почвы вглубь. В табл. 6-2 приведены данные о вымывании питательных веществ в лесу. Вторая строка представляет процент от общего количества веществ (которые достигают почвы, пройдя путь от верхней границы сообщества), отражающий процесс вымывания элементов с поверхности растений и смыва их вниз дождевой водой. Для двух элементов — калия и натрия — смыв с поверхности листьев и коры больше, чем поступление в почву с опадом. Для азота отмечен противоположный эффект, вызванный тем, что его поглощают из дождевой воды, текущей по поверхности растений, организмы, живущие на коре и листьях (лишайники, водоросли и бактерии). Как и в водных сообществах, на поверхностях наземных растений поселяются другие организмы, которые являются активными поглотителями питательных веществ. Вода, достигающая поверхности почвы леса, содержит также, как это показано в последней колонке таблицы, значительное количество органи-

¹ Степень реутилизации перед листопадом зависит от обеспеченности растений соответствующими элементами минерального питания. Например, реутилизация азота ольхой и другими видами, симбиотически связанными с азотофиксаторами, значительно ниже, чем у других видов, не обеспеченных симбиотическим азотом. — *Прим. ред.*

Таблица 6-2

Перемещение питательных веществ в почву дубового леса в Англии. Значения первых трех позиций — процент от общего веса питательных веществ в четвертой строке¹

	Азот	Фосфор	Калий	Кальций	Магний	Натрий	Углерод
В атмосферных осадках, поступающих к поверхности древесного яруса	19,1	12,3	7,7	17,8	35,0	61,8	2,4
Дополнительно в результате смыва с поверхности растений	—1,4	25,1	65,1	24,1	35,8	35,3	8,0
С опавшими мертвыми листьями и ветвями	82,3	62,2	27,2	58,1	29,3	2,9	89,6
Общий вес элемента, поступившего в почву, г/м ² · год	4,99	0,35	3,86	4,10	1,32	5,72	219

¹ Carlise (et al.), «Jour. Ecol.», 54, 1966, p. 87; 55, p. 615.

ческого углерода. Большая часть этого углерода представлена трисахаридами (мелецитоза) из выделений тлей, меньшая — формами фенольных соединений.

Значительно большее количество органического углерода попадает на лесную почву с опадом мертвых листьев, ветвей и других отмерших частей растений. На ткани опада начинают сразу воздействовать представители детритной системы — грибы, бактерии и животные. Некоторая часть опада может поедаться животными, но в основном она проходит через гифы грибов. По характеру питания грибы образуют спектр от потребителей органических веществ, поставляемых непосредственно растениями, через грибы, которые одновременно являются и симбионтами, и разрушителями органики (некоторые из них поставляют растениям и пищу, и элементы минерального питания), до сапрофитов, не связанных с растениями симбиотическими отношениями. В разложении органических веществ вместе с грибами также активно участвуют бактерии, которые входят в состав «чехла» из организмов, окружающего корни и занимающего прилегающую к корням почву. (Этот приповерхностный по отношению к корням слой почвы, окружающий корни и связанный с ними, называется ризосферой.) Бактерии и другие организмы, живущие вокруг поверхности корней, используют органическое вещество, которое корни выделяют в почву. Некоторые

грибы и бактерии поедаются животными и протистами. Таким образом, в почве формируются сложные структуры передачи органических и минеральных питательных веществ между растениями, животными, бактериями, грибами и протистами. Некоторые из этих потоков были прослежены с помощью меченых атомов (например, радиоактивный углерод может передаваться от ели к ее микоризному грибу и по нему к незеленому сосудистому растению *Monotropa*, получающему от гриба питательные вещества, поскольку оно также находится с ним в симбиотических отношениях). Это неисчерпаемое разнообразие деталей переноса в основном неизвестно, и поэтому нам придется опустить многие его подробности, когда мы будем обсуждать валовой перенос питательных веществ от растений в подстилку и почву и обратно в растения.

Количество органического вещества, возвращающегося в почву с опадом и мертвыми корнями, обычно зависит от размера чистой первичной продукции. В климаксовом лесу ежегодная сумма детрита в подстилке и почве отличается от чистой первичной продукции только небольшим количеством непосредственно поедаемых животными живых тканей растений. Годовое суммарное количество детрита, поступающего в подстилку и почву, сходно для многих типов леса, но скорость его разложения существенно различна. Древесина более устойчива к разложению, чем листья, а вечнозеленые листья устойчивее, чем листья листопадных деревьев. Ткани, состоящие из сложных по структуре соединений (гемицеллюлоза, целлюлоза, лигнин), более устойчивы, чем ткани с низким содержанием этих соединений. Высокое содержание лигнина делает ткани наименее поддающимися разложению. Условием, влияющим на скорость разложения, является также и температура. Если мы не будем принимать во внимание различия скоростей разложения разных тканей (и различное время их разложения), то можем характеризовать разложение подстилки некоторой постоянной скоростью k и периодом полураспада органического вещества, то есть тем временем, в течение которого произошло разложение половины его веса (табл. 6-3). Периоды полураспада подстилки ранжируются от более чем 10 лет в северных хвойных лесах до одного или нескольких лет — в листопадных и южных сосновых лесах и до части года — в тропических дождевых лесах. Эти периоды полураспада обуславливают различные скорости оборота питательных веществ через подстилку в разных типах леса. Этим также можно объяснить широкое колебание массы подстилки (и фондов питательных веществ в ней), устойчиво сохраняющейся на поверхности почвы в разных типах сообществ (табл. 6-5 и 5-3).

L — ежегодная масса
 M — масса
янной скорости
активного ра
Изменение M

Первоначаль
чая новый с
зом:

где e — осн
Количество
(если k и L

где M_t — м
нии. Когда

Если $M_t =$
то есть вр
стилки.
Можно так
ходованное

Тропический
Листопадный
Бореальный
Злаковники

Разна
по-разном
подстилка
конечных
углерода
слабую у
почвы, ув
веществ. Р
жение пр
низки, как

Устойчивое состояние подстилки

L — ежегодный опад мертвых листьев и другие компоненты подстилки, M — масса подстилки в данный момент времени, разлагающейся с постоянной скоростью k (постоянная скорость разложения аналогична λ радиоактивного распада).

Изменение массы подстилки со временем:

$$\frac{dM}{dt} = L - kM. \quad (1)$$

Первоначальная масса подстилки M_0 ; остающееся количество M_t (исключая новый опад после разложения) убывает за время t следующим образом:

$$M_t = M_0 e^{-kt}, \quad (2)$$

где e — основание натурального логарифма.

Количество подстилки, накопленной через t единиц времени сукцессии (если k и L — константы), есть

$$M_t = M_m (1 - e^{-kt}), \quad (3)$$

где M_m — максимальная масса, или масса подстилки в устойчивом состоянии. Когда $dM/dt = 0$, масса подстилки устойчива и

$$L = kM_m. \quad (4)$$

Если $M_t = 0,5M_0$, то t становится равным периоду полураспада ($t_{0,5}$), то есть времени, в течение которого разлагается половина данной подстилки.

Можно также определить «время пребывания» как среднее время, израсходованное для разложения одной молекулы в подстилке:

$$t_r = M_m/L = 1/k = 1,44t_{0,5}. \quad (5)$$

Примеры условий сохранения устойчивого состояния подстилки

	M_m (г/м ²)	L (г/м ² ·год)	K (год)	$t_{0,5}$ (год)
Тропический дождевой лес	200	1200	6,0	0,12
Листопадный лес умеренной зоны	1200	800	0,67	1,0
Бореальный хвойный лес	2000	600	0,10	7,0
Злаковники умеренной зоны	2000	500	0,25	2,8

Разная интенсивность разложения опада в свою очередь по-разному влияет на свойства почвы. В тропическом лесу подстилка разлагается быстро и сравнительно полно до ее конечных продуктов — воды и двуокиси углерода. Двуокись углерода выделяется в почвенный раствор и переходит в слабую угольную кислоту, которая просачивается в глубь почвы, увлекая с собой много минеральных питательных веществ. В вечнозеленых лесах холодного климата разложение протекает медленно, так как температуры здесь низки, как и низки значения рН, а подстилка устойчива про-

тив разложения. Значительные количества органических соединений накапливаются при неполном разложении органического вещества, присутствующего в почве. Среди этих соединений сравнительно обильны фенольные кислоты. Они также принимают активное участие в перемещении питательных веществ по профилю почвы. В результате процесса выщелачивания как неорганических, так и органических кислот питательные вещества выносятся в нижние слои почвы, где они становятся недоступными для корней растений. Большая часть лесов подвержена влиянию этой утечки резервов питательных веществ из экосистемы. Для стабилизации запасов питательных веществ в климаксовом лесу (или возрастающих запасов в сукцессионном лесу) эта утечка должна компенсироваться из нескольких источников — за счет атмосферных осадков, выветривания почвообразующих пород или приноса веществ в экосистему извне.

На рис. 6-4 приведены данные о переносе и запасах кальция в молодом дубово-сосновом лесу Брукхейвен, измерения продуктивности для которого уже приводились выше. В этом лесу чистая продукция экосистемы в $540 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$, аккумулируемая в древесине и коре, включает $1,8 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ кальция. По этому показателю сообщество не является устойчивым, хотя принос кальция с атмосферными осадками и в результате выветривания должен восполнять его потери в связи с выщелачиванием и аккумуляцией в новых тканях.

На рис. 6-5 наглядно представлены характеристики потока других минеральных питательных веществ, количественные зависимости которых меняются от одного элемента к другому. Как показано в табл. 6-1 и 6-2, элементы различаются между собой по количеству, которое смывается с поверхности растений и возвращается из листьев в ветви перед их опадением. Это позволяет упорядочить все элементы в соответствии с их относительной стабильностью и подвижностью в общем фонде питательных веществ растений. Рассмотрим, во-первых, долю углерода, которая ежегодно поступает из надземной биомассы в подстилку. Для Брукхейвенского леса эта доля составляет $0,095/\text{год}$, для леса Хаббард-Брук, рассматриваемого ниже, — $0,043/\text{год}$. Параллельно для каждого элемента питательных веществ могут быть определены части от общего запаса этого элемента в надземной массе, возвращаемые в почву через опад и вымывание. На основе учета этой скорости обмена, или величины обменной доли, последовательность главных элементов в направлении от более к менее мобильным в листопадном лесу умеренного климата можно представить следующим образом: сера, калий, марганец и натрий, магний, азот и железо, кальций, фосфор и углерод (см. табл. 6-5). Питательные вещества различны также по их мобильности в поч-

Рис. 6-4.
жение ка
древесны
в нижнем
Числа в
(в г/м^2).
внутри р
продукци
чистой п
ляция ка
ства). О
продукци
в листья
 $0,002 \text{ г/м}^2$
ный каль
полагаетс
стоянное
зультате
стемы и
Р. Н.

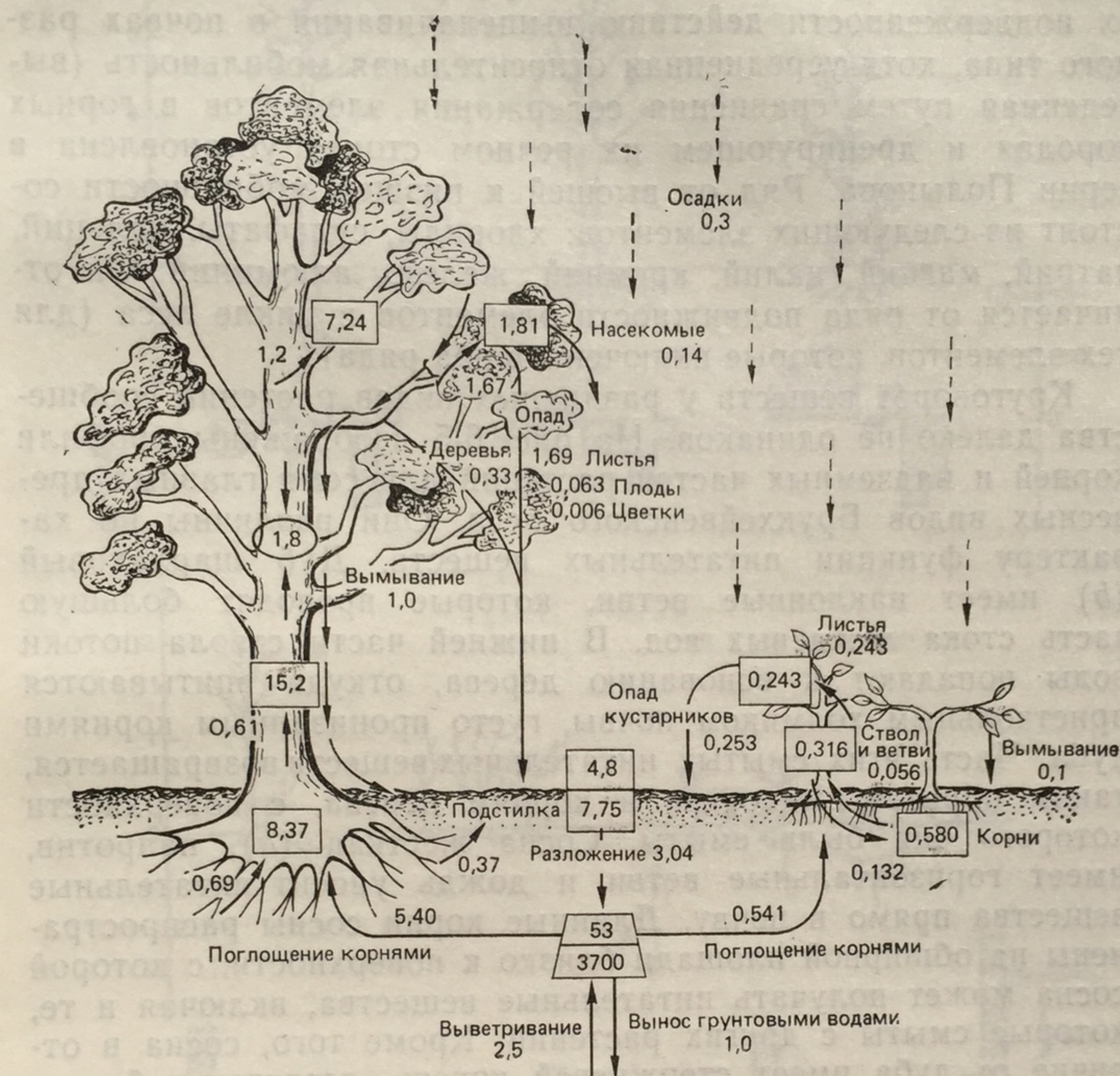
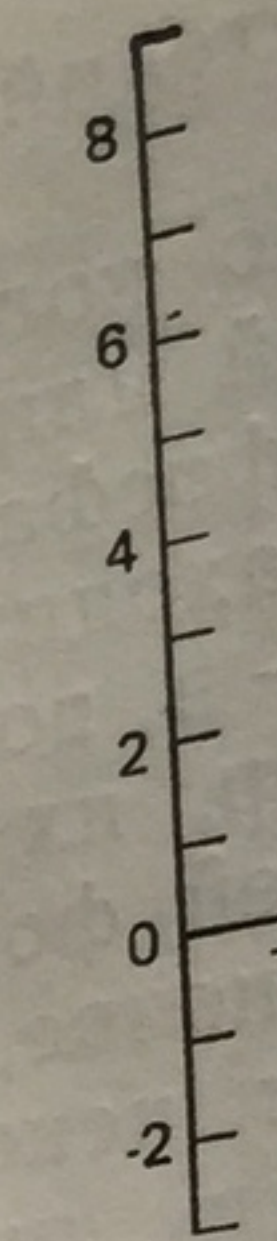


Рис. 6-4. Цикл кальция в дубово-сосновом лесу. Аккумуляция и передвижение кальция показаны на примере леса Брукхейвен (штат Нью-Йорк), древесный полог которого состоит из дубов с разбросанными соснами, а в нижнем ярусе доминируют *Vaccinium* и *Gaylussacia* (см. также рис. 6-5). Числа в блоках (прямоугольниках) — запасы, или фонды, кальция (в г/м²). Числа вне блоков — перенос (в г/м²·год). Стрелки, направленные внутрь растения, показывают кальций, используемый для чистой первичной продукции. Цифра в кружке (1,8 г/м²·год) — это кальций, накопленный в чистой продукции экосистемы или чистой продукции сообщества (аккумуляция кальция при увеличении массы древесных тканей растений сообщества). Общее потребление корней включает кальций чистой первичной продукции плюс кальций, вымытый с поверхности растений и поступающий в листья перед их опадом (оценивается как 0,16 г/м²·год для деревьев и 0,002 г/м²·год для кустарников). В верхней части «почвы» указан обменный кальций. Ниже приведено валовое содержание кальция в почве. Предполагается, что кустарники, подстилка и почва имеют в основном постоянное содержание кальция. Поступление кальция с осадками и в результате выветривания равно сумме кальция в чистой продукции экосистемы и в выносе его с грунтовыми водами. (По: G. M. Woodwell, R. H. Whittaker, неопубл.; некоторые оценки предварительные.)

ве после того, как они поступили в нее или возникли в результате выветривания. Они дифференцируются также по их подверженности действию выщелачивания в почвах различного типа, хотя усредненная относительная мобильность (выведенная путем сравнения содержания элементов в горных породах и дренирующем их речном стоке) установлена в серии Польшова. Ряд от высшей к низшей мобильности состоит из следующих элементов: хлориды, сульфаты, кальций, натрий, магний, калий, кремний, железо, алюминий. Он отличается от ряда подвижности элементов в цикле леса (для тех элементов, которые включены в оба ряда).

Круговорот веществ у различных видов растений сообщества далеко не одинаков. На рис. 6-5 изображены профили корней и надземных частей растений для семи главных древесных видов Брукхейвенского леса. Они различны по характеру функции питательных веществ. Дуб шарлаховый (*b*) имеет наклонные ветви, которые проводят большую часть стока дождевых вод. В нижней части ствола потоки воды попадают к основанию дерева, откуда впитываются приствольным холмиком почвы, густо пронизанным корнями дуба. Часть этих смытых питательных веществ возвращается, таким образом, микоризе и корням дерева, с поверхности которого они были смыты. Сосна жесткая (*a*), напротив, имеет горизонтальные ветви, и дождь уносит питательные вещества прямо в почву. Длинные корни сосны распространены на обширной площади близко к поверхности, с которой сосна может получать питательные вещества, включая и те, которые смыты с других растений. Кроме того, сосна в отличие от дуба имеет стержневой корень, достигающий глубоких увлажненных слоев почвы. Дуб белый (*c*) по величине наклона ветвей занимает промежуточное положение между дубом шарлаховым и сосной жесткой. Четыре кустарника (*d* — *g*) отличны друг от друга по очертанию корней и степени использования почвенных вод и растворенных в них питательных веществ, содержащихся в поверхностных слоях (по сравнению с глубокими). Ниже каждого профиля построена гистограмма, показывающая относительную концентрацию питательных элементов в этих растениях. Каждый «блок» (прямоугольник) показывает отношение концентрации элементов (суммарно во всех надземных тканях) для данного вида к средней концентрации этого элемента в надземных частях восьми главных видов сообщества. При таком изображении каждый вид в сообществе имеет свое собственное обозначение содержания питательных веществ, которое отличает его от других видов. В этом относительно простом лесном сообществе проявляется дифференциация ниш, которая отражена через взаимоотношения круговорота



Высота, м

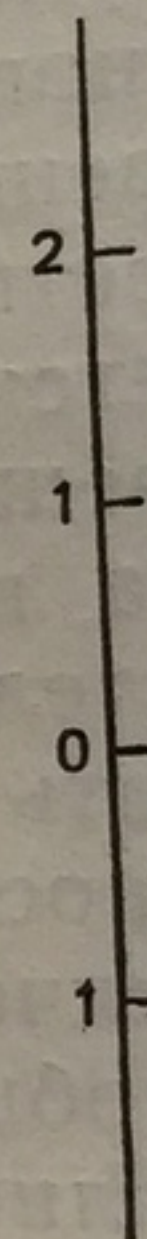
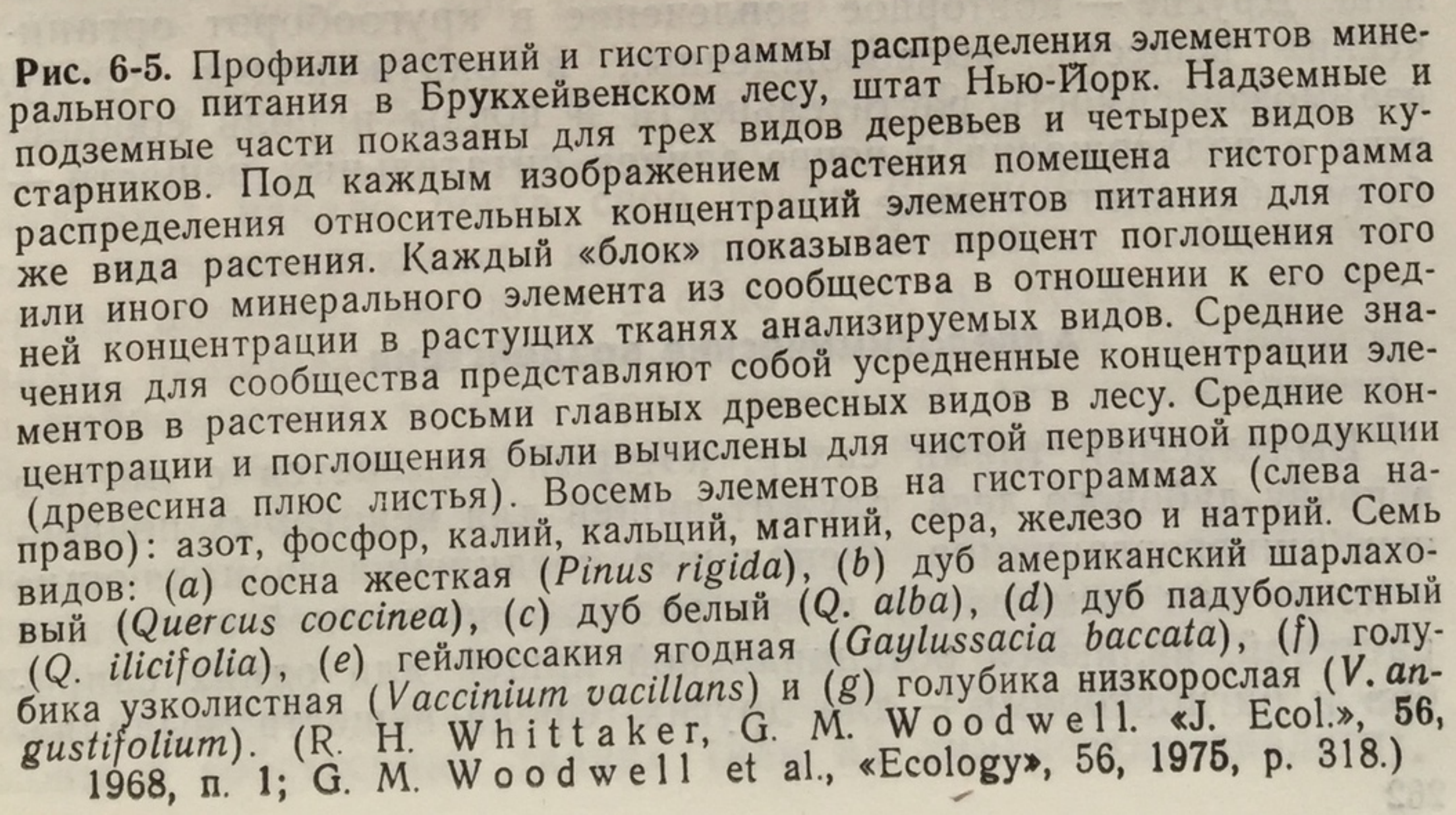


Рис. 6-5. рального подземн старники распре же вида или ино ней кон чения д ментов центра (древес право): видов: вый (Q. (Q. ilici бика узк gustifoli 1968,



питательных веществ, так же как через высоту растений или положение в сукцессионном ряду.

Питательные вещества различаются также и по количеству, в котором они содержатся в тканях растений или сохраняются в почве. Большая часть нитратов и фосфатов, циркулирующих между деревом и почвой, может находиться в деревьях, а большая часть кальция и натрия — в почве. (Для некоторых элементов, включая азот и фосфор, их количество в почве в доступной для микориз и корней форме может быть много меньшим, чем их количество в почве, недоступное растениям в данное время.) Круговорот некоторых необходимых, но лимитированных по количеству питательных веществ является относительно «ограниченным» в том смысле, что основная часть их запасов в экосистеме содержится в организмах, а их доля в почве представлена подвижными формами, которые интенсивно циркулируют между разлагающейся подстилкой и все вновь и вновь поглощающими их растениями. Если питательные вещества находятся в такой тесной циркуляции, то: 1) количество вещества в почве в данный момент времени определяется скоростью его оборота в сообществе, 2) питательное вещество может воздействовать на продуктивность сообщества и при достаточно малом его запасе и 3) добавление питательных веществ в почву в качестве удобрения может вызвать значительное, хотя и временное, увеличение продуктивности.

Сообщества различаются по относительному количеству участвующих в круговороте питательных веществ, общему содержанию питательных веществ, соотношению различных химических элементов, скорости их круговорота и другим характеристикам. Наблюдая круговорот питательных веществ в лесу, мы коснулись нескольких вопросов. Один из них — различия в функциях питательных веществ у отдельных видов растений — возвращает нас к обсуждению проблемы ниш. Другие — повторное вовлечение в кругооборот органических веществ, высвобожденных в окружающую среду, взаимозависимость растительности и почвы и роль сообщества в поддержании в почве запаса питательных веществ — будут обсуждаться ниже.

Аллелохимические воздействия

Выделяемый тлями сахар, который смывается с листьев в почву дубового леса, служит пищей для некоторых почвенных микроорганизмов. Фенольные соединения, попадающие в почву при вымывании и при разложении тканей отмерших растений, являются потенциальной пищей для одних сапробов и ингибиторами — для других. Среди веществ, выделяе-

ных корнями, некоторые составляют пищу для микроорганизмов, окружающих корни, а некоторые действуют как химические сигналы, отпугивающие или привлекающие другие организмы — почвенных насекомых и нематод, которые могут питаться корнями. Эти вещества как химические сигналы являются примером большого класса взаимодействий, называемых *аллелохимическими*, то есть химических воздействий (иных, нежели снабжение пищей) одних видов на другие.

Химические сигналы проявляются на разных уровнях жизни. Соединения, выделяемые одними тканями организма и влияющие на другие ткани внутри того же организма, — это гормоны. Вещества, продуцируемые одними особями и воздействующие на другие особи того же вида, — это феромоны. Вещества, влияющие на межвидовые отношения, называются *аллелохимическими*. Среди последних мы можем различать направленный ряд адаптивных преимуществ. Одни *аллелохимические* вещества (*алломоны*) вырабатываются одним организмом и воздействуют на второй, что благоприятно для первого. Другие (*кайромоны*) выделяются одним организмом, но используются другим, получающим при этом адаптивное преимущество. Многие вещества действуют более чем в одном из этих направлений. Короед (*Ips confusus*), кормящийся на сосне желтой, выделяет феромон (обычно три различных терпена), который привлекает на дерево сосны других жуков того же вида, способных наносить ей вред. Этот феромон используется и как *кайромон*, по которому жуки-хищники (*Enoclerus lecontei*) находят короедов на соснах и поедают их. Растения семейства крестоцветных продуцируют много горчичных масел, которые раздражают животных, отчего большинство из них избегает поедать эти растения. Эти же масла используются как химические сигналы при поиске места произрастания крестоцветных животными, которые адаптировались к этим соединениям и без вреда для себя питаются крестоцветными; одно из эфирных масел, выделяющееся из корней растений, стимулирует начало роста спор гриба *Plasmodiophora brassicae*, паразитирующего на корнях. Некоторые соединения, таким образом, являются в одно и то же время и *алломонами*, защищающими крестоцветные от других организмов, и *кайромонами*, то есть привлекающими другие организмы. Запахи цветков, притягивающие насекомых-опылителей, играют двойную роль: они полезны и для растения, и для насекомого, которое находит в цветке пищу. У насекомых есть гормоны, управляющие линькой и превращением личинки во взрослую особь. Многие виды растений в ходе эволюции развивают способность к защите, продуцируя эти гормоны в собственных тканях (или их химические аналоги),

и таким образом нарушают нормальное развитие большинства насекомых, которые могли бы питаться этими растениями.

Все высшие растения содержат вторичные вещества, то есть соединения, которые не входят в состав основных органических групп, таких, как углеводы, белки, жиры, масла и нуклеиновые кислоты. Эти вещества не присущи сразу всем видам растений и, присутствуя в одних, отсутствуют в других; такая избирательность привела в большинстве случаев к отсутствию сведений об их роли в метаболизме растений, которым они присущи. Эти вторичные вещества принадлежат к трем широко свойственным растениям группам и большому числу мелких групп, часть из которых встречается лишь у отдельных видов растений.

1. Группа фенолов представлена самыми разнообразными соединениями, имеющими в своих структурах бензольное кольцо с шестью атомами углерода. Многие фенольные кислоты являются общими для всех растений; также широко представлены в растениях флавоноиды и другие соединения с более чем одним бензольным кольцом. Таннины относятся к полимерам, или сложным комплексам, фенольных единиц, это коагулянты белков, и они же являются причиной терпкого вкуса многих растительных тканей. Лигнины — это другие сложные фенольные соединения, важные компоненты древесины и главный фактор устойчивости древесины к разложению бактериями и грибами. Фенольные соединения, включая продукты разрушения таннинов и лигнинов, обильны в почвах и образуют основную часть мертвого органического вещества на Земле, прежде всего каменного угля и органики, дисперсно распыленной в осадочных породах. Вследствие своего накопления в некротфере фенольные соединения являются, вероятно, наиболее массовым органическим веществом в мире.

2. Группа терпеноидов имеет в основе пятиуглеродную разветвленную цепь-изопреновую единицу; эти соединения включают простые терпены и множество двойных и более сложных терпеноидных соединений, среди которых находятся стероиды и каучуки (высшие полимеры терпенов). Терпеноидные вещества выполняют в растениях многие функции, но большая их часть — это средства защиты растений против врагов. Некоторые растительные сообщества, такие, как мягкий чапарраль или прибрежный кустарник из шалфея в Южной Калифорнии, продуцируют такое обилие сильно пахнущих терпенов, что растения становятся едкими на вкус, а воздух над ними напоен запахом, который привлекает человека, но не большинство животных, которым листва растений могла бы служить кормом.

3. Алкалоиды — группа различных соединений, во многих случаях довольно пестрая и выделяемая по наличию в химических кольцах азота и атомов углерода. Алкалоиды обуславливают резкий вкус многих растительных тканей, а некоторые из них очень токсичны для животных. Кофеин и никотин — алкалоиды, так же как и многие наркотики и сильнодействующие яды, такие, как стрихнин, кураре или лизергиновая кислота.

4. Среди малых групп горчичные масла относятся к серосодержащим соединениям, распространенным в растениях семейства крестоцветных и ряда других. Органические цианиды семейства розоцветных и некоторых других растений представляют пример поразительного эволюционного совершенства. Эти соединения объединяют три компонента: 1) фенольные вещества, которые слаботоксичны или являются ингибиторами, 2) ядовитые цианогены, или цианиды, CN , и 3) сахар, который присоединяется к этой комбинации, образуя молекулярное покрытие слоем сахара, делающим соединение безвредным для самого растения. При разрушении в пищеварительном тракте животных эти соединения утрачивают свою безвредность. Миндаль, являющийся семенами растений семейства розоцветных, обладает тонким довольно типичным запахом цианида.

Образование соединений с сахарами (такие комбинации называются гликозидами) широко распространено среди вторичных веществ. Растения должны быть защищены от действия многих токсичных или ингибирующих соединений, которые они продуцируют. Некоторые из этих соединений встречаются в растворе в вакуолях растительных клеток, благодаря чему они оказываются изолированными от метаболических процессов протоплазмы. Другие вторичные вещества становятся в растении неактивными при полимеризации, или концентрируясь в мертвых клетках, каналах, или выделяясь в железах на поверхности растения.

Наряду с этими коротко охарактеризованными нами органическими соединениями растения используют для защиты и некоторые неорганические вещества. Так, злаки выделяют между клетками микроскопические гранулы кремния (двуокись кремния, кварц), и этот растительный песок стирает зубы животных, поедающих злаки. В ходе эволюции сообществ с доминированием злаков они приобрели как устойчивость к воздействию животных консументов, так и способность обеспечить их кормом, что привело к формированию млекопитающих с выпуклыми зубами, приспособленными к постепенному стиранию от кремния. Многие деревья тропиков и южного полушария содержат гранулы кремния. Одно из растений тропического редколесья Бразилии (*Palicourea rigida*) имеет такие плотные листья, насыщенные кремнием.

воском или кутином, что они, подобно картону, в живом состоянии гремят при ударе друг об друга. Низкое содержание натрия во многих наземных растениях представляет вариант химической защиты: животные, потребляющие эти растения, испытывают голод в этом необходимом для них элементе. Некоторые растения засоленных пустынь, напротив, содержат в тканях листьев столь большое количество солей, что животные их вовсе не едят. У кенгуровой крысы (*Dipodomys microps*) возникли долотообразные зубы, которыми она счищает поверхностные ткани, перед тем как съесть менее соленые внутренние ткани листьев лебеды (*Atriplex confertifolia*).

Таким образом, у высших растений имеется большое разнообразие химических веществ, использовавшихся при эволюции способов защиты от поедания животными и других врагов. Некоторые из этих веществ имеют и другое значение в сообществе. Концентрация вторичных веществ в растениях часто такова, что вещества в большом количестве выделяются в окружающую среду либо живыми растениями, либо при разложении опада. Через почву они могут существенно влиять на другие сосудистые растения, почвенных животных, бактерии и грибы и даже на особи популяции растений, которые их выработали. Накопление в почве вторичных веществ доминантных растений может вести к исключению из состава сообщества других видов. В Южной Калифорнии кустарники мягкого чапарраля (сообщества низких ароматических кустарников) способны распространяться в пределы злаковников. В засушливые периоды растения злаковников на глинистых почвах большей частью отсутствуют внутри «пятен» кустарников и в их окрестности шириной в метр и более. Исключение этих видов вызывается едкими на вкус веществами — терпенами, в особенности цинеолом и камфорой. Эти летучие химические вещества выделяются кустарниками в атмосферу и адсорбируются на частицах почвы в течение сухого сезона, а в дождливое время они препятствуют прорастанию семян и росту однолетних растений¹. Подобные эффекты химического характера, когда одни высшие растения препятствуют росту других, называются *аллелопатией*. Вещества, для которых установлено аллелопатическое действие (или таковое предполагается), известны для широкого диапазона наземных сообществ — в пустынях и злаковниках, кустарниках и лесах — и во всех глав-

¹ В данном случае отрицательное влияние кустарника в сухое время года можно объяснить конкуренцией за воду. Кроме того, следует иметь в виду, что злаковник в этих условиях образован однолетними злаками, завезенными в Калифорнию из Западной Европы. Иными словами, местный вид оказывает аллелопатическое воздействие на эволюционно не сопряженные с ним западноевропейские виды. — Прим. ред.

ных группах вторичных веществ растений. Водорастворимые вещества фенольной группы являются аллелопатическими в калифорнийских сообществах жесткого чапарраля с доминированием *Adenostoma fasciculatum* и при участии *Juglans* spp. и других видов.

Некоторые кустарники чапарраля, таким образом, становятся доминантами в сообществе благодаря химическим влияниям в той же степени, как и благодаря корневой конкуренции, затенению и микроклиматическим воздействиям. Аллелопатические эффекты могут быть значительными во многих сообществах с выраженным монодоминированием. В этих сообществах химический состав почвы испытывает нередко сильное влияние вторичных химических веществ, выделяемых доминирующими видами растений, и только те из остальных видов, которые устойчивы к этим химическим веществам, могут поддерживать популяции в сообществе. Леса с сильным доминированием одного вида деревьев, особенно одного хвойного вида, часто имеют слаборазвитые нижние ярусы из немногих видов в противоположность более богатым нижним ярусам лесов со смешанными доминантами. Аллелопатические вещества могут оказывать влияние также на ход сукцессии. Химические ингибиторы одного вида помогают ему подавить и заместить другой вид; подавление этим путем злаков облегчает проникновение мягкого чапарраля в злаковники. Аллелопатические воздействия сукцессионного доминанта могут делать его более устойчивым против внедрения и замещения его другим видом. Определенные виды злаков тормозят фиксацию азота микроорганизмами и, видимо, таким образом задерживают их замену другими видами (при малом содержании азота в почве, к которому они сами приспособлены). В большинстве случаев бывает неясно, действительно ли растения, выделяющие аллелопатические вещества, получают преимущества от ингибирования ими растений. Более вероятно, что аллелопатические вещества возникли как защита от животных, бактериальных и грибных патогенов и их воздействие на другие растения является только побочным продуктом этой защитной роли.

В некоторых нестабильных сообществах с выраженным монодоминированием аллелопатические вещества могут стать аутопатическими, или аутоксичными, то есть ингибирующими рост самого доминантного вида. В старых пятнах кустарников мягкого чапарраля наблюдается сниженный рост их вследствие накопления ими собственных вторичных веществ. Некоторые растения ранних сукцессионных стадий (виды *Hieracium* и *Erigeron*) продуцируют в почву химические вещества, которые уничтожают их собственные популяции в течение года или нескольких лет, после чего они за-

мещаются другими, более устойчивыми к этим химическим веществам видами. Аутоксичность может показаться невыгодным направлением эволюции. В то же время, по-видимому, для некоторых видов нестабильных сообществ высокие концентрации вторичных веществ имеют больше эволюционных преимуществ для защиты от врагов, чем вреда от влияний этих веществ на сами короткоживущие популяции видов.

Защита химическими веществами широко распространена в живом мире. Среди позвоночных животных наиболее известны своей химической защитой скунсы, но кожа жабы и саламандры также содержат концентрированные токсичные вещества. Многие животные используют яд для нападения на жертву, а также для защиты. Некоторые многоножки выделяют органические цианиды. Терпеноиды, близкие по составу к растительным, синтезируются у многих насекомых и клопов-щитников (*Pentatomidae*), которые обороняются настоящей «батареей», состоящей ни много ни мало из 18 химических соединений. Данаида (*Danaus plexippus*), знаменитая как охраняемый вид, обладает как неприятным вкусом, так и поразительным цветом, под который мимикрирует другая бабочка, вице-король (*Limenitis archippus*). Гусеницы данаиды питаются растениями семейства ластовневых; эта бабочка, ее родственники и некоторые другие насекомые выработали способность выдерживать химическую защиту ластовневых. На следующей эволюционной ступени данаида превратила эту устойчивость в преимущество: она использует отталкивающие вещества растения ластовневых, чтобы сделать и себя отталкивающей для хищников. Этот несомненный успех данаиды в биохимическом взаимодействии между видами делает ее защитной моделью, из которой благодаря мимикрии извлекает пользу вице-король. Жук-бомбардир (*Brachinus* spp.) — это «скунс» насекомых. Жуки этого вида имеют специальную двухкамерную железу, которая выделяет фенольные соединения и перекись водорода. Смешивание содержимого желез с ферментами способствует образованию горячей струйки едкой жидкости, которая, выделяясь, мгновенно испаряется с легким, пугающим хищника треском.

Бактерии, грибы и лишайники вырабатывают свои собственные меры химической защиты. Наиболее известны из числа таких соединений выделяемые некоторыми бактериями и грибами антибиотики, так как они играют большую роль в медицине. Их значение для человека, а также для выделяющих их грибов и мицелиальных бактерий заключается в ингибирующем воздействии на рост бактерий. Они являются химическими агентами конфликтов между видами: могут выделяться в среду и при некоторых обстоятельствах,

давая преимущество грибам, губят или замедляют рост других организмов, которые могли бы конкурировать с грибами за пищу. Эти аллелохимические взаимодействия должны быть добавлены к уже рассмотренным сложным путям переноса вещества в почве. Лишайники также продуцируют защитные вещества, одни из которых подобны аналогичным веществам высших растений, другие характерны только для лишайников. Лишайники в некоторых случаях, вырабатывая химические вещества, подавляющие другие лишайники, формируют вокруг себя свободные от растений зоны; такой эффект можно наблюдать на поверхностях скал в Арктике.

Планктонные водоросли выделяют в воду существенную часть органического вещества, которое они синтезируют. Из-за этой утечки вещества из клеток растений, дополняемой экскрецией животных и воздействием ферментов бактерий, живущих на поверхности частиц мертвого органического вещества, вода в морях и озерах, как правило, содержит значительно больше органического вещества в растворе, чем его заключено в живых организмах и в их останках. Многие водные растения и животные в состоянии поглощать часть таких растворенных веществ и использовать их как пищу в дополнение к фотосинтезу или к поеданию (у животных). Потребление пищи, а также витаминов непосредственно из воды — акт особо важный для многих одноклеточных организмов. Такие протисты как активно теряют органические вещества в воду, так и активно поглощают органические вещества из воды, при этом выделяются и поглощаются главным образом различные соединения. Даже среди форм, обладающих хлоропластами, многие зависят от наличия растворенных в воде органических веществ; они живут на комбинированном автотрофно-гетеротрофном питании, причем в рамках этой комбинации виды отличаются друг от друга по доле гетеротрофии и по идентичности органических соединений, получаемых из воды. Таким образом, существует активная циркуляция органического вещества в планктоне вне классических пищевых цепей. Это так же верно, как и то, что на динамику популяций планктона влияет органическое вещество, растворенное в воде, притом по-разному на рост разных видов.

Наряду с ионами питательных веществ, пищей и витаминами в воду поступают отбросы жизнедеятельности клеток планктона. Органические отбросы одних видов могут служить хорошей пищей для других. Некоторые из выделенных веществ могут также быть активными токсинами. Обыкновенная зеленая водоросль *Chlorella* вырабатывает хлореллин, ингибирующе действующий на рост других видов водорослей, на скорость поедания водоросли планктонными животными и (если концентрация велика) на рост самой *Chlo-*

rella. Наблюдались и другие случаи химического ингибирования одних видов растительного планктона другими. Таким образом, благодаря системе химического обмена виды растительного планктона находятся (вместе с животными, бактериями и грибами планктона) в тесном взаимодействии. Различное положение в этой системе отражает различные позиции в функции сообществ, а значит, и дифференциацию ниш.

Аллелохимические взаимодействия, следовательно, являются главной сферой тех адаптаций видов, которые остаются обычно для нас невидимыми. Мы могли наблюдать некоторое участие их в эволюции в приложении к наземным сообществам. Эволюционные взаимодействия растений и насекомых (и других врагов растений), вероятно, протекают следующим образом.

1. Вид растений в процессе эволюции развивает химическую защиту против животных; пользуясь этой защитой, растение увеличивает обилие и в течение времени эволюции и при разделении в пространстве может дифференцироваться в группу видов и, возможно, в конечном счете — в семейство.

2. Некоторые виды насекомых в процессе эволюции вырабатывают устойчивость против химической защиты; эти виды могут прогрессировать и становиться более разнообразными как консументы растений в условиях относительно слабой конкуренции.

3. Поедание растений насекомыми вызывает отбор в направлении интенсификации средств химической защиты растений, и как следствие этого усиливается отбор животных на устойчивость к этим средствам. Эффекты генетических обратных связей, вероятно, ведут к равновесию биохимических приспособлений растений и животных друг к другу. Растения поедаются насекомыми, но довольно умеренно.

4. Насекомое может между тем эволюционировать в направлении использования химической защиты растений для своей выгоды. Оно может использовать защитные химические соединения растений как поведенческие сигналы для определения местонахождения видов, потребляемых в пищу, а в некоторых случаях даже в целях защиты себя от своих врагов.

Эти взаимодействия между видами можно подвергнуть дальнейшему анализу уже на уровне сообщества.

5. Происходит рост популяций некоторых видов насекомых, зависимых в своей жизнедеятельности от видов растений, вплоть до некоторого устойчивого состояния или максимального уровня. Многие виды насекомых, приспособленные к особенностям химического состава видов растений, могут быть более массово представлены на доминантных и географически

широко
локальн

6. Ср
листья р
как дом
тропичес
виды э
листьев
ро раст
виях ср
часть св

7. П
вторичн
под влия
к интен
лениях.

8. Э
плексы
с его а
ми к н
тельны
приспо
соблен
смотре
ство —
торого

9. С
довое
компон
дов в
собу п
в сообщ
к раст
компон
Даже
бов, г
или ф
нескол
видом
делени
нентон
мают
Аллел
главно
его ни

1 В
консор

широко распространенных видах растений, чем на редких и локальных видах.

6. Средствами химической защиты особенно богаты листья растений некоторых видов аридного климата — таких, как доминанты мягкого чапарраля, креозотовой пустыни и тропических редколесий. По-видимому, медленно растущие виды этих сообществ менее способны переносить поедание листьев растительноядными животными по сравнению с быстро растущими и находящимися в более благоприятных условиях среды, и поэтому первая группа расходует большую часть своей продукции на химическую защиту.

7. Прогрессирующая дивергенция химического состава вторичных веществ у разных видов как следствие отбора под влиянием воздействия различных групп насекомых ведет к интенсификации их химической защиты в разных направлениях.

8. Эволюция выработала в сообществах химические комплексы видов, каждый из которых включает вид растений с его аллелохимическими особенностями, с приспособленными к нему видами животных, грибов, бактерий и дополнительные виды (хищники, паразиты, животные-имитаторы), приспособленные к видам, которые в свою очередь приспособлены к растению. Такая группа видов может быть рассмотрена как «компонент сообщества»¹, а полное сообщество — как «объединенное сообщество», состоящее из некоторого числа таких компонентов.

9. Существование компонентов сообщества повышает видовое разнообразие всего сообщества в целом. Различные компоненты могут включать много групп гетеротрофных видов в параллельных нишах, то есть видов, сходных по способу питания и временному и пространственному положению в сообществе, но различающихся по химической адаптации к растительной пище. Большинство межвидовых связей с компонентами сообщества не являются очень строгими. Даже растительноядное насекомое и виды микоризных грибов, по-видимому, в большинстве случаев могут питаться или формировать симбиотические связи по крайней мере с несколькими видами растений, а не только с каким-то одним видом. Поэтому компоненты сообщества только отчасти отделены один от другого. Тем не менее, чем больше компонентов сообществ, тем больше и число ниш, которые занимают виды, взаимодействующие различными способами. Аллелохимические взаимодействия, таким образом, являются главной основой организации сообщества, дифференциации его ниш и сложности пространства ниши сообщества.

¹ В отечественной литературе такие группы организмов называются консорциями. — Прим. ред.

В самом общем плане мы отметим, что во внешней среде сообщества, почве и воде, содержатся разные органические соединения с различной значимостью для популяции; в эту группу входят пища, витамины и ферменты, отбросы организмов и продукты разложения, антибиотики и аллелопатические агенты, репелленты и аттрактанты, гормоны и феромоны. Функция экосистемы включает в себя тройное движение веществ трех главных групп: минеральных элементов питания, корма и аллелохимических веществ, передвигающихся разнообразными путями в химическом составе среды. Продукция, циркуляция и использование, а также воздействия этих веществ представляют собой в совокупности метаболизм на уровне сообщества, который по сложности аналогичен метаболизму организмов.

Образование и классификация почв

На суше аллелохимические вещества являются агентами влияния растительности на почву. Большинство почв — это продукты взаимодействия под влиянием климата и топографии сообществ живых организмов и геологического субстрата; почвы — это комплекс органических и неорганических веществ. Чтобы почва сформировалась из скальных пород или других минеральных субстратов (которые образуют *материнские породы* почвы), необходимо выветривание. Выветривание представляет собой различные комбинации физических (колебания температуры и расширение воды при замерзании, разрушающие породу), химических (перестройка минералов под воздействием воды, кислорода, слабой угольной кислоты и других соединений) и биологических воздействий (появления трещин в скалах при росте корней и выделении растениями двуокиси углерода, органических кислот и хелатных агентов). К минеральным продуктам выветривания добавляются в различных пропорциях органические остатки, подстилка и гумус, которые перемешиваются с неорганическими веществами в результате просачивания вниз воды, при отмирании корней в почве, а часто при перерывании почвы землероями, а в холодном климате — при морозном вспучивании почвы. В результате этих и некоторых других процессов и формируются почвы, характеризующиеся большой сложностью строения и разнообразием типов. Мы не в состоянии обсудить здесь все вопросы науки о почве и поэтому вынуждены воспользоваться лишь небольшой частью ее данных, которые имеют непосредственное отношение к концепции круговорота питательных веществ.

а часть м
связь м
признаки
общество
почву. А
смотрен
и круго
кругово
обществ
зуются
ханий и
фенольн
и образ
чали, п
скому
случаях
Таким
щество
ной час
Нек
скальн
наносн
ледник
и лёсс
ства п
получа
и за
для ко
почти
емыми
Во мн
выветр
постоя
отклад
или п
вающ
мы ра
котор
не ис
чужде
По
интен
на ни
дий
в глу
ной п
элем

Почва природного сообщества — не инертный субстрат, а часть экосистемы. Существует взаимная дополняющая связь между почвой, на которой существует сообщество, признаки которого зависят от характера почвы, и этим сообществом, которое развивается и в свою очередь влияет на почву. Аспекты этой взаимодополняющей связи были рассмотрены при характеристике сукцессий, детритных цепей и круговорота питательных веществ в лесу. При описании круговорота мы говорили о роли кислот, продуцируемых сообществом, — углекислоты и азотной кислоты, которые образуются при растворении окислов углерода и азота (при дыхании и гниении) в воде, и органических кислот, особенно фенольных соединений, смываемых с поверхности растений и образующихся при разложении подстилки. Как мы отмечали, почва содержит в дополнение к мертвому органическому веществу также живые корни и грибы и во многих случаях богатую биоту бактерий, простейших и животных. Таким образом, почва сама по себе является живым сообществом, или субсообществом, во многом сходным с наземной частью сообщества.

Некоторые почвы развиваются на выветривающихся скальных горных породах. Другие почвы формируются на наносном материале — на аллювии в речных поймах, на ледниковых отложениях или на перевеваемых ветром песках и лёссе. Элементы питательных веществ в почвы и сообщества поступают из трех главных источников. Все сообщества получают питательные вещества с атмосферными осадками и за счет частиц, оседающих из атмосферы. Сообщества, для которых этот источник питательных веществ является почти единственным, именуется сообществами, поддерживаемыми атмосферными осадками, или *омбротрофическими*. Во многие сообщества питательные вещества поступают от выветривающихся материнских пород. Некоторые сообщества постоянно получают вещества в форме илистого осадка, откладываемого текущей водой, переносимой ветром пыли или питательных веществ, растворенных в водах, просачивающихся в почву или стекающих по ее поверхности. Здесь мы рассмотрим только «типичные», или «зональные», почвы, которые формируются на относительно ровных участках, не испытывают ни влияния склонового стока (приток и отчуждение), ни существенного приноса пыли или ила.

Почвы различаются по возрасту, степени выветривания, интенсивности миграции веществ и биологического влияния на них. Можно рассмотреть вначале идеальную схему стадий выветривания и переноса веществ от поверхности в глубь почвы. На первой стадии разрушения обычной скальной породы, такой, как гранит, освобождаются минеральные элементы, среди которых кремний, кальций, магний, железо

и алюминий и их комбинации в силикатах (соединения кремния с другими элементами); последние преобладают в почве. При дальнейшем выветривании почвенных материалов выделяется и окисляется железо, окрашивая почву (в желтый или красный цвет), в то время как некоторые силикаты превращаются в глинистые материалы. Далее они могут быть смыты водой вниз до уровня подпочвы, где и аккумулируются. Более устойчивые продукты выветривания, включая кремний (диоксид кремния), некоторые глины и окислы железа и алюминия, вымываются вслед за ними, но почва может тем не менее оставаться довольно богатой основаниями (в особенности кальцием, калием и магнием). При дальнейшем развитии процесса выветривания основания также выщелачиваются, как и некоторые из оставшихся глинистых минералов и кремний. В результате длительно и непрерывно идущих процессов физического и химического выветривания и перемещения материала возникает почва, характеризующаяся явным доминированием тех минералов, которые остались на месте, в первую очередь ими могут быть окислы железа и алюминия. Эта идеальная схема имеет много отклонений вследствие различий в свойствах материнских горных пород, топографического положения, климата и растительности.

Так как почвы представляют собой сложные образования и связаны переходами во многих направлениях, их классификация очень трудна. Эти затруднения сравнимы со сложностями классификации сообществ. Рассмотрим проблемы классификации в условиях, когда имеется много «объектов» для классифицирования, каждый со множеством «признаков», по которым они могут быть классифицированы, причем объекты и признаки варьируют в сложных и многомерных континуумах «диапазона изменчивости». Для почв, как и для сообществ (глава 4), могут быть приемлемы два типа классификаций.

1. С одной стороны, можно попытаться распознать в амплитуде изменчивости некоторые главные типы. Эти типы выделяются субъективно по совокупным оценкам многих признаков объектов классификации при подчеркивании роли отдельных признаков, которые кажутся более важными, чем другие. Типы тогда являются точками (или площадями или объемами), которые представлены в диапазоне изменчивости определенными различными комбинациями главных признаков. Поскольку учитывается несколько признаков и эти признаки меняются непрерывно и отчасти независимо друг от друга, границы типов могут быть нечеткими. В силу сложности диапазона изменчивости типы, как правило, не будут представлять полной и заключающей все объекты классификации. Типы могут быть или не быть ранжированы

в опреде
рый мы
том случа
сификаци
ция може
мости. С
ваний та
ные типы
и, где воз
2. С
ческая к
а формал
определе
классы м
имеется
ты с диа
лишенны
упорядоч
могут так
как при
Классы
в еще б
как клас
иерархию
степень
быть дан
создает
в таких
ризуется
ниц, даж
путем со
лее обыч
номия ор
нию иера
то, что н
что эвол
классах.
номическ
ным сооб
ваний ди
личают к
Изуче
годы в
создали
знаков
Единицы
крупном
типами»,

в определенную иерархию. Этот тип классификации, который мы можем назвать «типизацией», не удовлетворяет в том случае, если необходима формальная и детальная классификация всех объектов. Тем не менее такая классификация может с успехом отражать некоторые основные зависимости. Системы биомов могут быть выяснены при использовании такого подхода: классифицируя сообщества в крупные типы путем сопоставления признаков физиономии, среды и, где возможно, сообществ животных.

2. С другой стороны, желательна формальная, иерархическая классификация. Она имеет в своей основе не типы, а формальные классы, группы объектов, которые обладают определенными выявленными признаками. В этом случае классы могут иметь четкие границы, для каждого класса имеется диагноз, который позволяет относить к нему объекты с диагностическими признаками и не относить объекты, лишенные этих признаков. В дальнейшем классы могут быть упорядочены в иерархию; несколько классов низшего уровня могут также получить свой диагноз (по их общим признакам) как принадлежащие крупному классу высшего уровня. Классы на этом втором уровне могут быть сгруппированы в еще более крупные классы третьего уровня и т. д. Так как классы могут быть четко разделены и объединены в иерархию, в классах на разных уровнях проявляется разная степень зависимости между объектами. Единицам могут быть даны формально стандартизированные названия, что создает таксономию систем классификации, выраженную в таких названиях. Классификация, следовательно, характеризуется определенным содержанием и размещением единиц, даже если этот порядок и сконструирован человеком путем создания иерархии в диапазоне изменчивости. Наиболее обычной иерархической классификацией является таксономия организмов от видов вплоть до фил и царств. Созданию иерархической классификации в этом случае помогло то, что некоторые группы видов организмов дискретны, и то, что эволюционное происхождение может быть выражено в классах. Система Браун-Бланке (глава 4) является таксономической классификацией, которая приложима к растительным сообществам как объектам классификации при использовании диагностических видов как признаков, по которым различают классы.

Изучение почв путем их типизации было начато в 1900-е годы в России, где В. В. Докучаев, К. Д. Глинка и другие создали науку о почвах и выявили общие зависимости признаков почвенного профиля от климата и растительности. Единицы этой классификации, выделенные в достаточно крупном масштабе, были названы в России «почвенными типами», но международный термин для них — *большие*

почвенные группы (great soil groups). В идеале большие почвенные группы представляют собой резко очерченные типы, распознаваемые по признакам почвенного профиля «зональных» почв, то есть тех почв, которые развиваются на равнине или покатой местности и которые соответствуют климатическому климаксу или преобладающей климатической растительности. На формирование некоторых главных типов почв сильно влияет тип материнской породы или характер подземного или поверхностного стока на данной территории; эти почвы могут значительно отличаться от прочих типов, развивающихся в условиях того же климата. Если и эти незональные почвы принять в качестве больших почвенных групп, число различаемых групп может резко увеличиться. Но при этом можно упустить из вида основное значение больших групп, а именно то, что к ним относятся только *главные* почвенные типы, в первую очередь зависящие от климата. Поскольку подход с выделением больших почвенных групп является одной из форм типизации, он не в состоянии (но иного от него и нельзя ожидать) обеспечить всеобъемлющей классификации. По причине того, что различные авторы придают акцентирующее значение разным признакам и по-разному разграничивают и называют большие группы, их классификации будут различаться по крайней мере в деталях. Большие почвенные группы так же, как и биомы, не могут быть особо полезными при описании мелкокомасштабных изменений в экосистемах ограниченного района. Вследствие сходства принципов, на основании которых они выделены, большие почвенные группы и биомы находятся в связи друг с другом, и как те, так и другие зависят от климата.

Для практики нам более необходима локальная классификация почв. Она должна быть удобной как определенная всеобъемлющая таксономия, которая связывает на разных уровнях все почвы мира и имеет стандартизированные названия. Много систем создано в разных странах, но наиболее претендующей на признание иерархией является Таксономическая система почв США (часто называемая как «Седьмое приближение»), разработанная в сельскохозяйственном департаменте Соединенных Штатов. Система начинается с десяти классов высшего уровня (называемых порядками), а затем по нисходящей следуют субпорядки, «большие группы», субгруппы, семейства и серии. Классы идентифицированы системой наименований, которая является несколько необычной, но эффективной¹. Дано формальное и обобщенное ко-

¹ Подробное описание современной классификации почв, принятой в США, дано в книге: С. Боул, Ф. Хоул, Р. Мак-Крекен. Генезис и классификация почв. М., 1977. — *Прим. ред.*

личественное определение классов; таким образом, они могут быть четко разграниченными (вопрос трудный для измерения) и содержательными. Выделение границ должно проводиться на основе одного определенного признака, отличающего данный класс от его ближайшего (ближайших) соседа в системе. Наличие этого одного-единственного определяющего признака отличает эту систему классификации от подхода типизации и ведет к тому, что близкородственные почвы оказываются часто помещенными в разные классы более высокого уровня. Дефиниция многих классов предполагает лабораторные анализы почв, многолетние наблюдения или измерения (например, средней годовой температуры почвы), отражающие климат, но некоторые из признаков выявляются на других основаниях. Использование различным образом определенных диагностических признаков на разных уровнях обеспечивает создание классификации, более детальной технически и более полезной для отражения мелкомасштабных почвенных различий, чем та, которая разграничивает большие почвенные группы. Почвенная таксономия США является аналогом классификации сообществ по Браун-Бланке. Подобно последней, она удобна для локальных исследований, но в то же время дает основу и для классификации почв в мировом масштабе.

Подход Браун-Бланке и Почвенная таксономия США имеют сходные ограничения. Конструкция таксономии требует построения принудительной иерархии объектов, соотношенных один к другому в сложном и многомерном пространстве. Она зависит также от произвольного (несмотря на тщательное изучение) выбора определенных прочих диагностических признаков. Эволюционные связи не определяют выбора признаков и содержания единиц классификации и при подходах Браун-Бланке и в Почвенной таксономии США в той мере, какая наблюдается при систематизации индивидуальных организмов. Несмотря на то что Почвенная таксономия США для решения ряда задач удобней, чем сетка больших почвенных групп, она кажется относительно громоздкой и малоприспособленной для задач географии почв. Единицы таксономии, разумеется, могут быть использованы для обсуждения географических закономерностей, но ни один уровень системы не содержит единиц, столь же полезных, как большие почвенные группы. Единицы различных уровней не коррелируются одна с другой в той степени, в какой согласуются меж собой большие почвенные группы. Более того, способ, посредством которого выделены эти единицы, предполагает, что некоторые высшие единицы будут объединять почвы, которые следовало бы разделить в географическом плане, в то время как и высшие и низшие единицы в других случаях будут обособлять друг от друга группировки,

представляющиеся как наиболее естественные для почв, зависящих в своем развитии от климата и растительности. Система Браун-Бланке также малопригодна для классификации растительности в мировом масштабе, и экологи вынуждены использовать разные классификации для локальных исследований (ассоциации, доминантные типы и т. д.) и для географически более широких обобщений (формации или биомы).

Опыт классификаций экологов позволяет сделать два дальнейших наблюдения. Первое из них — это возможное ограничение влияния формальной иерархии, подобной системе Браун-Бланке. Ни одна классификация не может адекватно отражать все связи систематизируемых объектов. За некоторый выигрыш стандартизации классификации приходится платить обязательством следовать определенным критериям классификации и определенным подходам к исследованию. Некоторые исследователи имеют склонность заблуждаться при выборе типа классификации для своей науки, проявляют нетерпимость к другим подходам и не интересуются теми исследованиями, для которых другие подходы более пригодны. Несмотря на большой вклад школы Браун-Бланке, экология, без сомнения, станет беднее, если для классификации природных сообществ будет использовать только этот подход. Вероятно, альтернативные классификации должны быть сохранены и в почвенной науке (хотя бы на второстепенной роли по отношению к Почвенной таксономии США), так как они ценны как противовес этой системе и представляют возможность по-другому взглянуть на соотносительность разных почв. В частности, можно полагать, что большие почвенные группы по отношению к Почвенной таксономии США являются дополняющими. Почвоведение в целом может лишь выиграть от применения этих двух подходов, неодинаковых по своим перспективам и решаемым задачам.

Второе наблюдение — необходимость иметь разные названия для разных классификационных единиц. Многие разногласия возникли в экологии из-за того, что название единицы одной школы использовалось другой школой для другой единицы, при этом каждый исследователь настаивал на корректности только им употребленного варианта термина. С этой точки зрения неудачи есть и в Почвенной таксономии США. В частности, авторы этого одного из наиболее крупных в истории опыта создания новых терминов использовали термин «большая группа» как ранг единицы, которая не соответствует большим почвенным группам по критериям определения, функции и уровню, и разместили его в своей иерархии между семейством и порядком. Можно было бы избежать путаницы, опустив слово «большая» в выражении «большая группа» Почвенной таксономии

Рис. 6-6. Зональные горизонты встречаются с ием друг Почвы, ф надписями Арктике) почв: в ке дах основ или в осо венных гр «бурые ле групп поч

США. С почвенн «больша выделен Мы счи должно венных обеспече в миров зано на рис. 4-10 растител те Л. Е. Р

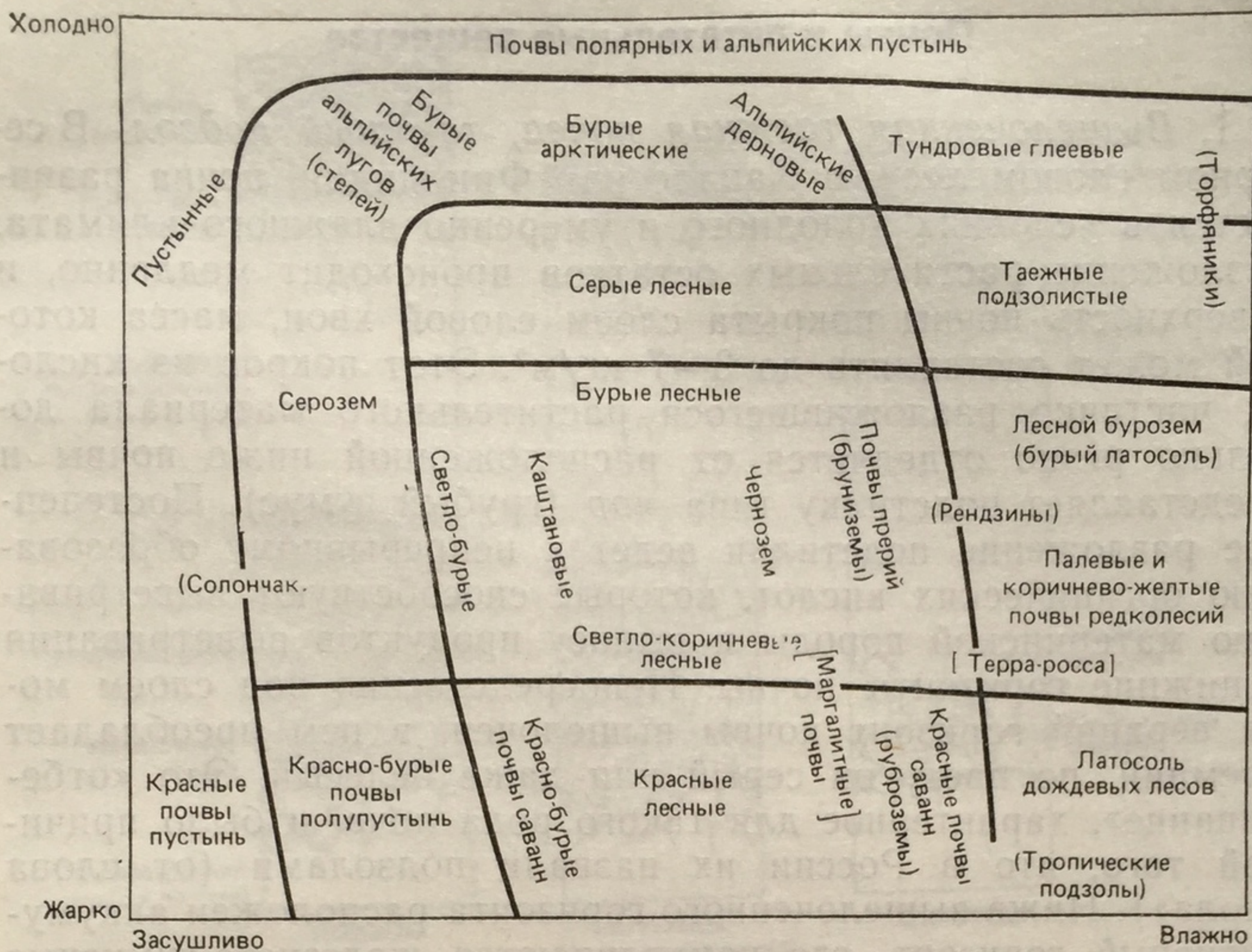


Рис. 6-6. Положение больших почвенных групп в зависимости от климата. Зональные типы показаны в осях климатического градиента влажности (по горизонтали) и температуры (по вертикали). В промежуточных климатах встречаются как сообщества с доминированием злаков, так и доминированием других растений и образуются различные почвы (см. также рис. 4-10). Почвы, формирующиеся в травяных сообществах, показаны вертикальными надписями, почвы лесных и кустарниковых сообществ (а также тундр в Арктике) — горизонтальными. Показаны и некоторые азональные типы почв: в квадратных скобках — почвы, развившиеся на известняках и выходах основных пород; в круглых — образовавшиеся в отсутствие дренажа или в особых условиях водного режима. Названия и число больших почвенных групп различны у разных авторов. Используемое здесь название «бурые лесные почвы» в большинстве классификаций включает несколько групп почв; бурые латосолы встречаются в условиях горных тропических лесов.

США. Совершенно очевиден приоритет понятия «большие почвенные группы» в международном масштабе, а многие «большие группы» Почвенной таксономии США (которых выделено более 200) на самом деле не очень большие. Мы считаем, что международное использование термина должно опираться на ограниченное число тех больших почвенных групп, которые соотносены с климатом и функциями обеспечения экосистем питательными веществами. Их место в мировом распределении больших почвенных групп показано на рис. 6-6, который может быть сопоставлен с рис. 4-10. Изложение вопроса о питательных веществах в растительности и опаде основано главным образом на работе Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич.

Почвы и питательные вещества

1. *Выщелоченная таежная почва, таежный подзол.* В северном еловом лесу, в Канаде или Финляндии, почва развивается в условиях холодного и умеренно влажного климата. Разложение растительных остатков происходит медленно, и поверхность почвы покрыта слоем еловой хвои, масса которой может составлять до 3—7 кг/м². Этот покров из кислого, частично разложившегося растительного материала довольно резко отделяется от расположенной ниже почвы и представляет подстилку типа *мор* (грубый гумус). Постепенное разложение подстилки ведет к непрерывному образованию органических кислот, которые способствуют выветриванию материнской породы и выносу продуктов выветривания в нижние горизонты почвы. Непосредственно под слоем мора верхний горизонт почвы выщелочен, в нем преобладает кремний, по цвету он серый или даже белесый. Это «отбеливание», характерное для такого рода почв, и было причиной того, что в России их называли подзолами (от слова «зола»). Ниже выщелоченного горизонта расположен аккумулятивный горизонт, где накапливаются железисто-гумусные комплексы и другие вещества, перенесенные сюда при движении воды вниз. Гумус и окислы железа могут быть сцементированы в уплотненный горизонт, или ортштейн. В некоторых подзолах ортштейновый горизонт напоминает, скорее, скальную породу: он обладает достаточной мощностью и твердостью и потому препятствует проникновению корней растений в нижние горизонты. Ниже горизонта вымывания расположена частично выветренная материнская порода и еще ниже — не затронутые выветриванием скальные породы или другие субстраты. Подзол — это почва с отчетливо выраженной вертикальной дифференциацией на горизонты (почвенный профиль) (рис. 6-7). Подзолы хотя и являются типичными таежными почвами, однако не соответствуют большой почвенной группе и типу биома. Подзолы распространены в широком диапазоне климатов и сообществ и не на всей территории, занятой тайгой.

Выщелоченный слой подзолистой почвы имеет кислую реакцию и содержит мало нитратов и других элементов минерального питания для растений; подзолы — это в основном неплодородные почвы. В еловом лесу на подзоле большая часть циркулирующих в экосистеме запасов питательных веществ сосредоточена в биомассе растений и подстилке и относительно малая часть — в почве. Содержание питательных веществ в растительных тканях елового леса при сопоставлении с другими лесами оценивается как низкое; валовое содержание минеральных веществ (содержание золы в общей сухой наземной биомассе растительности) составляет

Рис. 6-7.
елово-пих-
умеренной

около 0
на изоби
другими
ний так
веществ)
и больш
бедной
питатель
медленн
нерально
зованием
тательны
вания по
быть за
род; так
может б
зонтом.
являются
ществ во
2. Бур
ном лесу
разлагает

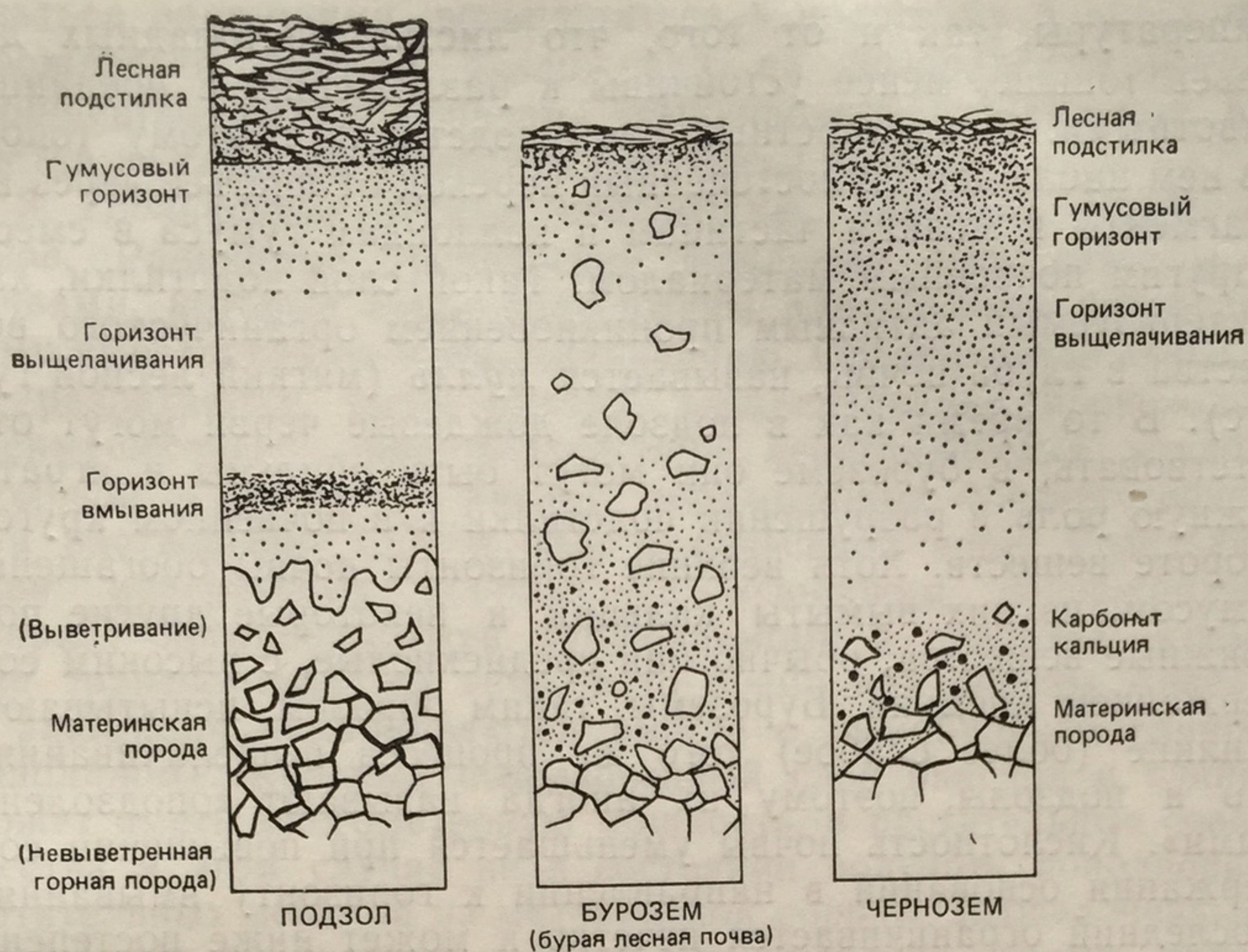


Рис. 6-7. Профили трех типов почв. Слева: подзолистая почва бореальных елово-пихтовых лесов. В середине: буряя лесная почва листопадных лесов умеренной зоны. Справа: чернозем смешанных злаковников умеренных широт.

около 0,5—0,9%, содержание азота — 0,2—0,4%. Несмотря на изобилие кремния в почве, при сравнении с некоторыми другими сообществами содержание кремния в тканях растений также низкое (2—5% общего количества минеральных веществ). Еловый лес — это экосистема с большой биомассой и большим количеством подстилки на поверхности почвы, бедной питательными веществами, с медленной циркуляцией питательных веществ из почвы в растительные ткани, с замедленным разложением опада и возвратом элементов минерального питания и с относительно экономичным использованием питательных веществ в тканях растений. Часть питательных веществ теряется из цикла в процессе выщелачивания почвы. На некоторых подзолах эти вещества не могут быть замещены продуктами выветривания материнских пород; так как перенос направлен вниз, материнский материал может быть изолирован от сообщества орштейновым горизонтом. Таким образом, некоторые сообщества на подзолах являются омбротрофными, в них потери питательных веществ восполняются в основном или целиком из атмосферы.

2. *Буряя лесная почва, или лесной бурозем.* В листопадном лесу в достаточно теплом умеренном климате подстилка разлагается более быстро как в результате более высокой

температуры, так и от того, что листья листопадных деревьев тоньше, менее устойчивы к разложению и поеданию животными. Поверхностный слой подстилки поэтому тонок, и в нем наблюдается постепенный переход от листьев через их фрагменты к мелким частицам и коллоидам гумуса в смеси с другим почвенным материалом. Такой слой подстилки, характеризующийся активным проникновением органического вещества в глубь почвы, называется *муль* (мягкий лесной гумус). В то время как в подзоле дождевые черви могут отсутствовать, в буроземе они могут быть обильны и играть важную роль в разрушении подстилки и в почвенном кругообороте веществ. Хотя верхние горизонты почвы обогащены гумусом, из них вымыты кальций и некоторые другие подвижные вещества; обычно они среднекислые, с высоким содержанием кремния. Буроземы, таким образом, испытывают влияние (более слабое) того же процесса выщелачивания, что и подзолы, поэтому их иногда называют «оподзоленными». Кислотность почвы уменьшается при повышении содержания оснований в направлении к горизонту вымывания. Последний ограничивается нечетко и может ниже постепенно переходить в подстилающие материнские породы (см. рис. 6-7). Буроземы в общем более плодородны, чем подзолы, в них выше содержание нитратов и других элементов минерального питания, а корни растений получают беспрепятственную возможность достигать нижних горизонтов почвы, куда питательные вещества поступают вследствие выветривания материнской породы (так же как и в результате выщелачивания).

Биомасса зрелого листопадного леса равна или больше биомассы таежного леса и богаче питательными веществами (содержание зольных элементов составляет 1,0—1,3%, азота — 0,3—0,5%). Листопадный лес, таким образом, может содержать в растительных тканях примерно в два раза больший запас питательных веществ, чем еловый лес. Содержание фосфора в листопадном лесу может быть меньше в древесине, но выше в листьях; и так как листья разлагаются быстрее, фосфор также циркулирует более интенсивно. Масса подстилки меньше, около 1—2 кг/м², но концентрация питательных веществ в ней выше по сравнению с еловым лесом. Очевидно, что листопадный лес функционирует с более богатой экономикой элементов минерального питания, с большим запасом питательных веществ, обращающихся быстрее, с меньшей долей питательных веществ в растительных тканях и большей — в почве. Сообщество само способствует поддержанию высокого уровня питательных веществ в почве. Питательные вещества, выщелоченные или образующиеся при выветривании материнских пород, могут извлекаться из глубоких горизонтов почвы корнями, исполь-

зоваться ра
вобождаются
Сообщество
щества из
3. Тропи
лесов. Рав
почвами,
ному вывет
ва разлага
преимущес
угольной и
при раство
(при мате
кварца) пр
ний транс
и алюмин
(каолином
может име
щества в
питательны
слой умере
тельными
мулируют
нисходящи
ладанием
почвенный
в веществ
терит» в с
результате
соль» и «ф
ной зоной
железа и
признакам
относят м
ренного к
Биомас
с биомасс
тельных в
выше, чем
держание
составляет
нению с л
продуциру
разлагаетс
кое (0,1—
дисперсно
некоторых
чем можно

зоваться растениями, возвращаться в подстилку и вновь освобождаться при ее разложении на поверхности почвы. Сообщество, таким образом, «выкачивает» питательные вещества из глубины в верхние горизонты почвы.

3. *Тропические лесные красноземы, латосоли дождевых лесов.* Равнинные тропические дождевые леса связаны с почвами, которые были подвержены длительному интенсивному выветриванию и выщелачиванию. Органические вещества разлагаются здесь быстро, выщелачивание происходит преимущественно при воздействии неорганических кислот, угольной и азотистой кислот, образованных соответственно при растворении CO_2 и NO_2 в почвенной воде. Результат (при материнских породах — с невысоким содержанием кварца) противоположен наблюдаемому в подзолах: кремний транспортируется вниз, в то время как окислы железа и алюминия накапливаются вместе с иммобильной глиной (каолином). Красный выщелоченный слой окислов и глины может иметь многометровую мощность, и растительные сообщества в этом случае не в состоянии получать пополнение питательных веществ из материнской породы. Выщелоченный слой умеренно кислый и более чем умеренно обеднен питательными веществами. Некоторые тропические почвы аккумулируют железо, которое приносится в почвенный профиль нисходящими токами воды, и характеризуются явным преобладанием окислов железа и алюминия. Этот доминирующий почвенный материал под воздействием воздуха затвердевает в вещество, подобное скальным породам, — это и есть «латерит» в строгом смысле этого слова. Путаница возникла в результате применения термина «латерит» наряду с «латосоль» и «ферралитная почва» для тропических почв с мощной зоной выветривания и высоким содержанием окислов железа и алюминия. Почвы с менее выраженными сходными признаками часто обозначаются как «латеритные», и к ним относят многие красные и желтые лесные почвы теплоумеренного климата на юго-востоке Соединенных Штатов.

Биомасса тропического дождевого леса вполне сравнима с биомассой лесов умеренного климата, содержание питательных веществ в биомассе того же порядка или несколько выше, чем в листопадном лесу умеренной зоны. Среднее содержание зольных элементов в тропических дождевых лесах составляет около 1,58%, содержание азота — 0,57%. По сравнению с лесом умеренной зоны тропический дождевой лес продуцирует более обильный опад листьев, но он быстро разлагается, и поэтому количество подстилки на почве низкое (0,1—0,6 кг/м²). Количество органического вещества, дисперсно распыленного в глубоком выщелоченном слое в некоторых из этих почв, тем не менее велико и много выше, чем можно предполагать, судя по светлой окраске этих почв.

Содержание алюминия и железа в подстилке выше, кальция заметно ниже, а кремния явно выше, чем в листопадном лесу умеренной зоны. Высокое валовое содержание питательных веществ в подстилке, дополняемое обильным листопадом и процессом быстрого его разложения, — свидетельство более интенсивного, чем в лесах умеренной зоны, круговорота питательных веществ. Среднее отношение ежегодного поступления питательных веществ в подстилку при листопаде и возврата их в почву к их содержанию в биомассе составляет в тропическом дождевом лесу величину порядка 14%, в листопадном лесу умеренной зоны — 6% и в тайге — 4%. Тропический дождевой лес, таким образом, имеет относительно богатую экономику питательных веществ, развиваемую им на обедненном питательными веществами субстрате. В условиях постоянных и обильных дождей тропический лес, подобно планктону в открытом океане, эффективно лишается бы элементов минерального питания, если бы не обладал функцией их сохранения. Возможно, что микоризные грибы быстро внедряются в разлагающуюся подстилку и перехватывают питательные вещества, используемые в симбиозе растение — грибы, и что питательные вещества, вымываемые с поверхности листьев, активно поглощаются сетью корней и грибными гифами. Дождевой лес, таким образом, имеет «сжатый» круговорот веществ. Некоторые потери питательных веществ должны компенсироваться за счет их приноса с дождями; тропические дождевые леса на очень глубоких латосолях омбротрофны.

4. *Почвы злаковников умеренной зоны, черноземы.* На американском Среднем Западе (и на Украине) злаковники встречаются в условиях более сухого климата, чем тот, в котором развиваются только что описанные типы лесов. Лесные почвы подвержены воздействию процесса выщелачивания, который проявляется, когда излишек воды (при количестве осадков, превышающих эвапотранспирацию) просачивается вниз через почву. В сухом климате нет таких излишков. Вода в этих условиях имеет тенденцию, после того как она пропитает почву на некоторую глубину во время дождя, возвращаться по капиллярам, корням растений назад к поверхности, где она теряется через испарение с поверхности почвы и транспирацию растений. При этом некоторые растворимые элементы (натрий и калий) успевают переместиться вниз, менее же растворимые вещества (особенно карбонат кальция) сохраняются в почве в достаточном количестве. Поэтому почва по своей реакции является слабо щелочной, гуминовые кислоты нейтрализованы, а глинные минералы относительно стабильны. Большое количество органического вещества (8—10% от массы почвы) содержится в почве благодаря отмиранию многочисленных

тонких
му пере
жание
горизон
столь о
в ниж
формир
старые
нистых
ризуют
подверж
обеспеч
содержа
обуслов
структу
создани
удержи
тогда и
Черн
прерий
низкими
са злак
злаковы
нинами.
только
массы
ществ в
шать м
выжжен
переход
хода в
то что з
ников г
возврат
Содерж
массы в
са, соде
2,5—3,5
чем в л
до поло
ложений
веществ
запас в
тельные
ре функ
тений.
5. Сер
раститель

тонких корней трав, густо пронизывающих ее, и интенсивному перемешиванию почвенного материала животными. Содержание органического вещества уменьшается с глубиной, но горизонты выщелачивания и аккумуляции не выражены столь отчетливо, как во многих лесных почвах. Тем не менее в нижнем слое почвы, переходном к материнской породе, формируются конкреции карбоната кальция, а некоторые старые почвы злаковников имеют горизонты накопления глинистых частиц. Многие обстоятельства благоприятно характеризуют черноземные почвы. Они плодородны, так как не подвержены выщелачиванию, достаточно увлажнены для обеспечения сравнительно высокой продуктивности; высокое содержание органических веществ и карбонатов кальция обуславливает их суглинистость и благоприятную зернистую структуру; глинистые и органические частицы участвуют в создании плодородия тем, что их поверхности попеременно то удерживают питательные вещества, то освобождают их, и тогда их могут использовать корни растений.

Черноземы — это прежде всего почвы зоны смешанных прерий или зоны степей, образованных как высокими, так и низкими злаками; они распространены в средней части пояса злаковников в полосе между более влажными высокозлаковыми прериями и более аридными низкотравными равнинами. Надземная биомасса смешанных прерий составляет только около одной десятой или одной двадцатой от биомассы спелого леса. Масса и содержание питательных веществ в подстилке на поверхности почвы могут здесь превышать массу живых трав, кроме случаев, когда трава была выжжена. Высокий процент биомассы (45—60%) ежегодно переходит в подстилку в противоположность лишь 1% перехода в подстилку в спелом листопадном лесу. Несмотря на то что запас питательных веществ в тканях растений злаковников гораздо ниже, чем в листопадном лесу, их ежегодный возврат в почву, в подстилку может быть, напротив, выше. Содержание питательных веществ много выше на единицу массы в траве и подстилке злаковников, чем в деревьях леса, содержание азота — около 1%, а зольных элементов 2,5—3,5%. В составе тканей растений доля кальция ниже, чем в лесах умеренной зоны, а кремния — выше (от трети до половины). Частицы кремния, освобождающиеся при разложении подстилки, обильны в почве. Цикл питательных веществ в злаковнике является относительно «широким», их запас в биомассе относительно меньше, чем в почве; питательные вещества сохраняются в экосистеме в большей мере функцией почвы, чем их содержанием в тканях растений.

5. *Серая пустынная почва, серозем.* В пустынном климате растительный покров сильно разрежен и в гораздо меньшей

степени влияет на почвообразовательный процесс. Покрывание почвы остатками отмерших растений незначительно или почти отсутствует, содержание органических веществ в почве низкое (менее 1%), а выветривание материнских пород замедлено. Почвы в основном формируются на невыветренных материалах. Почвы пустынных равнин, расположенных у подножья гор или между горными хребтами, испытывают действие процесса, который противоположен процессу выщелачивания. Растворимые в воде соединения и прочие продукты разрушения горных пород переносятся вниз с горных склонов на равнину и аккумулируются в ее почвах. В условиях засушливого климата почвенная влага поднимается вверх, здесь испаряется, а растворенные в ней вещества концентрируются у поверхности почвы. По этой причине пустынные почвы имеют щелочную среду. В серой пустынной почве карбонат кальция обычно аккумулируется несколько ниже поверхности. Этот обогащенный известью горизонт, который подобен горизонту скопления конкреций карбонатов в черноземе, может быть непрерывным и плотным, словно камень (каliche).

Пустынные почвы нередко обнаруживают довольно высокое содержание некоторых питательных веществ (исключая азот, содержание которого обычно низкое). Биомасса растений меняется от столь же высокой, как в злаковниках, в некоторых зарослях полупустынных полукустарников и кустарников до очень низкой. Поскольку в пустыне доминируют кустарники¹, доля питательных веществ, заключенных в биомассе, которая ежегодно поступает в опад, меньше, чем в злаковниках, но выше, чем в лесу. Питательных веществ в биомассе и мертвых остатках относительно много: количество зольных элементов от 4 до 7% при высоком содержании в некоторых видах растений натрия и хлора. Содержание в тканях наиболее важных питательных веществ (фосфора, азота, калия) обычно такое же, как и в деревьях листопадного леса. Степень варьирования содержания различных питательных элементов в тканях более мобильна — сравнительно широко изменяясь у разных видов и как реакция на разные условия среды — или более стабильна — проявляя сходство для определенного типа тканей в разных растениях и в разных условиях среды. Пустыни относятся к экосистемам низкой продуктивности с биомассой, содержащей сверхизобилие некоторых питательных веществ. Циркулирует лишь малая часть питательных веществ, которых в избытке, и они даже могут накапливаться в тканях, в то время как круговорот других питательных веществ, особенно азота, выглядит относительно сжатым.

¹ Автор включает в кустарники и полукустарники. — Прим. ред.

6. Засоление
центрации
санным да
стает от
центру, ко
ным озер
В таком
в некотор
верхности
серой кор
всем лиш
покров п
Одни из
вкус поб
ности лис
лы соста
зависит о
ряда. Он
могут вст
стынь, по

7. Бол
районов
(тип био
отложени
жившихся
скую поч
выщелоче
подобен
подзолов.
ветренных
ты, или т
водой. То
районах
какого-то
личных к
мощного
ринскими
Почвы к
из-за чег
ности так
рых отно
почв и э
ложны др
Рис. 6-
ванные в
щения бол
Если упро
быть выра

6. *Засоленная пустынная почва, солончак.* Процесс концентрации солей, показанный для серозема, сходен с описанным для соленых озер в главе 7. Засоление почвы нарастает от краев пустынной равнины у подножья гор к ее центру, который в ряде пустынных ландшафтов занят соленым озером, сухой равниной или засоленной низменностью. В таком центре почвы могут быть очень сильно засолены, и в некоторых почвах (солончаках) накопление солей на поверхности почв приводит к формированию беловатой или серой корки на почве. Некоторые засоленные пустыни совсем лишены растительности, у других имеется разреженный покров приспособленных к солевому режиму кустарников. Одни из этих кустарников имеют суккулентные, соленые на вкус побеги, другие выделяют кристаллы соли на поверхности листьев. У растений в таких пустынях содержание золы составляет 10—14%. Солончаки, поскольку их развитие зависит от локальных условий дренажа, — почвы азонального ряда. Они распространены чаще в пустынных впадинах, но могут встречаться локально в климатических условиях пустынь, полупустынь и злаковников от тропиков до Арктики.

7. *Болотная почва, торф.* Верховые болота некоторых районов с холодным влажным климатом уже упоминались (тип биома 22). На болотах нередко образуются мощные отложения торфа — спрессованных и относительно неразложившихся остатков растений, которые формируют органическую почву. В некоторых случаях торф отлагается выше выщелоченного кремнеземистого горизонта, и тогда торф подобен гипертрофированному горизонту грубого гумуса подзолов. В других случаях торф формируется на мало выветренных материнских породах, или на слое вечной мерзлоты, или так, как в описанной выше сукцессии болота — над водой. Торфяные почвы встречаются в наиболее влажных районах зон тундры и тайги, но они все же не типичны для какого-то одного биома и могут встречаться в весьма различных климатах. Поскольку корни растений в верхнем слое мощного торфа не имеют контакта с выветрившимися материнскими породами, болото может быть омбротрофным. Почвы кислые и бедны элементами минерального питания, из-за чего содержание питательных веществ в растительности также низкое. Болото и засоленная пустыня в некоторых отношениях, касающихся в первую очередь характера почв и экономики элементов питания, полярно противоположны друг другу.

Рис. 6-6 показывает, как вписываются эти охарактеризованные выше семь типов почв в обобщенную картину размещения больших почвенных групп в зависимости от климата. Если упростить картину, то соотношения этих почв могут быть выражены двумя эоклинами из главы 4. Первый —

тропико-арктическая серия влажного климата (см. рис. 4-9, D); серия простирается от тропических и субтропических латосолей через красно-желтые лесные почвы более теплой части умеренной зоны и буроземы среднеумеренного климата к таежным подзолистым и тундровым глеевым почвам, а также к азональным экстремальным звеньям ряда — к болотно-торфяным почвам. Вдоль этой серии процесс выщелачивания, влияющий на смену почв, изменяется от выщелачивания в результате воздействия неорганических кислот, после чего в почве обычно остаются окислы железа и алюминия, до выщелачивания в результате воздействия гуминовых кислот, после чего в почве обычно остается кремнезем. По цвету почвы сменяются от красного (окраска железа) латосоля через красные и желтые латеритные почвы к буроземам и серым (кремний с некоторым количеством гумуса) подзолистым почвам. Масса подстилки на поверхности почв возрастает вдоль серии; содержание органического вещества собственно в почве уменьшается к северу от буроземов — в сторону подзолов и к югу от буроземов — к красно-желтым лесным почвам, но может быть высоким в латосолях дождевых тропических лесов. Валовое содержание питательных веществ в почвах и величина pH увеличиваются от латосолей к буроземам и уменьшаются от буроземов к подзолам; содержание почвенного азота в целом возрастает в направлении к северу, но может быть ниже в подзолах. Запас питательных веществ в сообществе и часть его, ежегодно вовлекаемая в круговорот, убывают к северу, но относительная зависимость сообщества от приноса питательных веществ с атмосферными осадками повышается в направлении к северной и южной границам рассматриваемой серии. Продуктивность и опад, как и содержание питательных веществ на единицу массы подстилки, уменьшаются к северу. Таким образом, имеем последовательное сокращение скорости возврата питательных веществ в почву вследствие надземного опада и отмирания корней по ряду: тропический лес — листопадный лес умеренной зоны — тайга; соответственно среднее значение для зольных элементов — 128, 20 и 9 г/м²·год и для азота — 26, 7 и 4 г/м²·год. Относительное содержание различных питательных веществ в тканях растений показывает усредненную картину изменений к северу: от более высокого к более низкому содержанию для кремния, алюминия и железа и от более низкого к более высокому — для кальция.

По градиенту влажности в условиях умеренного климата (см. рис. 4-9, A) в серии последовательно сменяют друг друга лесные буроземы, почвы прерий — черноземы и каштановые и светлобурые почвы, сероземы и пустынные почвы с солончаками в качестве азональных экстремальных

элементов р
глины в поч
ней мере бы
и динамика
ния вымыва
сие передви
обладанию
засолению
тательных в
от лесов к
ки — пусты
вдоль серии
и интенсивн
чернозему и
к пустыне
доля их в э
тательных в
чивается. С
ществ в тка
количества
ментов. Пр
вдоль гради
единицу мас
ванного вли
веществ в
средней ча
Средние зна
ным и в по
стыне соста
ментов и 7
содержанию
обороту пит
нях и по др
мают проме
ням. Но это
размещающ
пературе и
ственными п

В предд
пичные, поч
климата пр
«нормальных
трудность об
ринских поро

элементов ряда. Интенсивность выветривания и содержание глины в почвах уменьшаются по этому ряду или по крайней мере бывают ниже в пустынных почвах. Водный режим и динамика питательных веществ изменяются от преобладания вымывания вниз — в лесу, через относительное равновесие передвижений воды вниз и вверх — в черноземах к преобладанию восходящих токов и испарения и поверхностному засолению — в пустынных почвах. Валовое содержание питательных веществ в почве и величина pH увеличиваются от лесов к пустыням, но содержание азота в ряду злаковники — пустыни падает. Биомасса сообществ уменьшается вдоль серии, но содержание органического вещества в почве и интенсивность окраски нарастают от лесных буроземов к чернозему и убывают далее к пустынным почвам. От леса к пустыне запас питательных веществ в растительности и доля их в экосистеме уменьшаются, однако содержание питательных веществ на единицу массы растительности увеличивается. Среднее содержание различных питательных веществ в тканях растений меняется: происходит возрастание количества кальция, натрия, хлора и некоторых других элементов. Продуктивность и величина опада уменьшаются вдоль градиента, но количество питательных веществ на единицу массы опада увеличивается. Вследствие комбинированного влияния этих двух тенденций возврат питательных веществ в почву из опада и мертвых корней активнее в средней части градиента — в почвах прерий, черноземах. Средние значения интенсивности возврата с опадом (надземным и в почве) в листопадном лесу, злаковнике и полупустыне составляют 20, 40 и 14 г/м²·год для зольных элементов и 7, 12 и 3,5 г/м²·год — для азота. По высокому содержанию почвенного органического вещества, быстрому обороту питательных веществ, содержанию кремния в тканях и по другим признакам злаковники, как очевидно, занимают промежуточное положение в ряду от лесов к пустыням. Но это не формальная, а золотая середина: черноземы, размещаясь в климатических условиях, переходных по температуре и влажности, являются наилучшими сельскохозяйственными почвами в мире.

Растительность и субстрат

В предыдущем разделе мы обсуждали зональные, или типичные, почвы, которые формируются в разных регионах и климатах при достаточно равнинных условиях рельефа и на «нормальных» материнских породах. Чтобы подчеркнуть трудность обобщения данных о почвах и важную роль материнских пород, укажем, что подзолистые почвы с кислым

торфом и особыми сообществами встречаются на породах с высоким содержанием кварца (кремния) в тропиках. Многие горные почвы имеют недостаточно развитое расчленение на горизонты и остаются маломощными и каменистыми. Отмечалось также постоянное влияние особенностей субстрата на развитие и признаки почв. Эти взаимозависимости растительности, материнских пород и почв мы проиллюстрируем на экстремальных случаях, взяв два контрастных варианта влияния субстрата на растительность и один — влияние растительности и процесса выщелачивания на субстрат.

Существенные различия в свойствах материнских пород, как правило, определяют некоторые различия в характере растительности и почв. Сукцессия и почвообразовательный процесс имеют тенденцию уменьшать контрасты в почвах и растительности, возникающих на горных породах неодинакового состава; но, как мы показали при обсуждении сукцессии и климакса, такая конвергенция не бывает полной. Влияние материнских пород на климаксовую растительность проявляется в самых разных формах — от незначительных или незаметных различий до резких контрастов в структуре и видовом составе сообществ. Наиболее существенны различия между почвами на известняках и почвами, возникшими на кислых горных породах (таких, как граниты или андезиты). Поэтому не удивительно, что отдельные большие почвенные группы в некоторых климатах выделяются особо для почв на известняках (см. рис. 6-6). Влияние известняков, однако, не является однозначным в разных климатах или даже для различных известняков в одном климате. На многих известняках формируются зональные почвы, а примеси к известнякам — вещества, отличные от карбонатов кальция (или магния), — могут определять многие признаки почв, развивающихся в этих условиях.

В процессе выветривания известняков в больших количествах освобождается карбонат кальция, который нейтрализует и в значительной мере закрепляет гуминовые кислоты. В результате эффект выщелачивания заметно ослабевает. На многих известняках, однако, выветривание сопровождается образованием трещин и расщелин, через которые вода свободно стекает вниз. Поэтому многие почвы на известняках остаются маломощными, каменистыми и относительно сухими, в то же время на известняках в климате злаковников развиваются черноземы и другие с благоприятными свойствами почвы. Растительные сообщества на известняках имеют во многих случаях более ксерофитный облик или они более приспособлены к сухости, чем аналогичные сообщества на других горных породах в том же районе. Для США примерами несходства растительности на известняках и растительности на других субстратах в одном и том же климате

могут быть
каштановы
ника в зла
шанные тр
нике при пе
приподнята
нах гор в
бенно вели
известняки
разные соо
встречающ
Если
(оба лесны
вестняках
районе, то
вуют преи
рые встреч
чески раз
устойчивос
вах, сложн
вы отлича
зическим
питательн
ность пита
элементов
когда вид
кислых по
марганец
фосфора с
адаптиров
жания кал
лимитиров
различия
и в харак
тельных
почти оди
Круговоро
(таких, ка
и кислых
похожим.
изученных
лее высок
для кальц
нению с
Влияние
щества, ве
климата, п
дубовые

1/210*

могут быть: дубово-гикориевый лес по сравнению с дубово-каштановым лесом на востоке страны, куртины можжевельника в злаковнике и дубовый лес на Среднем Западе, смешанные травяные прерии и дубовое редколесье — на песчаннике при переходе леса в прерию, пустыня Чихуахуан и более приподнятая над уровнем моря пустыня Сонора — на склонах гор в Аризоне. Различия в структуре сообществ особенно велики в промежуточных условиях увлажнения, когда известняки и другие горные породы формируют совершенно разные сообщества (редколесья, кустарники и злаковники), встречающиеся при переходе от леса к пустыне.

Если сопоставить сообщества со сходной структурой (оба лесные или оба пустынные), сформировавшиеся на известняках и на кислых горных породах в том же самом районе, то можно видеть, что в этих сообществах присутствуют преимущественно разные виды. Некоторые виды, которые встречаются в обоих сообществах, представлены генетически различными экотипами. Причины, обеспечивающие устойчивость различных видов на известняках и кислых почвах, сложны и недостаточно изучены. Рассматриваемые почвы отличаются друг от друга по многим химическим и физическим свойствам; и на рост корней, и на поглощение питательных веществ могут влиять как неодинаковая доступность питательных веществ, так и характер взаимодействия элементов и их относительная токсичность. Известно, что когда виды, приспособленные к известнякам, поселяются на кислых почвах, то содержащиеся в последних алюминий и марганец могут стать для них токсичными, а поглощение фосфора ограничивается присутствием алюминия. Для видов, адаптированных к кислым почвам, высокий уровень содержания кальция и бикарбоната в известняковых почвах будет лимитировать поглощение калия и железа. Несмотря на различия в концентрации питательных веществ в почвах и в характере их влияния на растения, содержание питательных веществ в растениях тех же видов может быть почти одинаковым и на известняках, и на кислых почвах. Круговорот питательных веществ в сходных сообществах (таких, как различные типы дубовых лесов) на известняках и кислых почвах также может быть во многих отношениях похожим. Заметим, однако, что в дубовых лесах Бельгии, изученных П. Дювиньо, на известняках были отмечены более высокое содержание и более интенсивный круговорот для кальция и более низкие показатели для калия по сравнению с такими же сообществами, но на кислых почвах. Влияние известняков на биомассу и продуктивность сообщества, вероятно, совершенно различно в зависимости от климата, положения в рельефе и других причин. Бельгийские дубовые леса на материнских породах разнообразного

состава, включая известняки, имели сходную продуктивность. На двух учетных площадках на открытых юго-восточных склонах среднего уровня в горах Санта-Каталина (штат Аризона) на известняках были развиты несомкнутые кустарники со злаками (чистая первичная продукция $185 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$, биомасса — $0,8 \text{ кг/м}^2$, в обоих случаях только надземная), а на гранитах — сосново-дубовое редколесье ($446 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ и $11,4 \text{ кг/м}^2$). Быстрое скатывание воды вниз по горным известняковым склонам, вероятно, обуславливает относительную сухость почвы и низкую продуктивность растительности.

Серпентиниты — это горные породы, часто с гладкой поверхностью, зеленого цвета, результат метаморфизма интрузивных горных пород ультраосновного состава (перидотиты, дуниты). По химическим свойствам эти горные породы во многом отличаются и от кислых пород, таких, как гранит, и от известняков. Серпентиниты, в общем, имеют очень высокое содержание железа и магния, высокое содержание никеля, хрома и кобальта, но низкое содержание кальция, калия, натрия и алюминия. Почвы, образовавшиеся на серпентинитах, по сравнению с другими почвами обладают иным химическим составом, с нарушенным соотношением элементов. Поэтому на них формируются весьма своеобразные сообщества растений. Степень этого своеобразия зависит от климата, возраста данного участка земной поверхности, размеров площади залегания серпентинитов, их близости к другим аналогичным площадям и химического состава горной породы. Некоторыми контрастными сообществами серпентинитовых и несерпентинитовых почв в одном и том же климате являются: тундра и тайга в Квебеке, сосновое редколесье и леса из дугласии в Орегоне, чапарраль и дубовое редколесье в Калифорнии, саванна и заросли кустарника в отличие от тропического леса на Кубе и Новой Каледонии, кочкарные злаковники (туссок) и леса из южного бука в Новой Зеландии.

В ряде районов серпентинитовые участки расцениваются как неплодородные земли. В общем, на серпентинитах растительность является более ксерофитной по внешнему виду, но не по причине недостатка доступной влаги. Низкое содержание питательных веществ редуцирует структуру растительности таким путем, что она имитирует эффект засухи. Растительность серпентинитов, несомненно, имеет и невысокие продуктивность и биомассу, однако соответствующих данных по этому вопросу не имеется. Иное по сравнению с известняками соотношение питательных веществ в почве также явно отражается на содержании питательных веществ в растениях. У некоторых видов общий уровень содержания минеральных веществ в листьях растений на серпентинитах составляет около двух третей от их содержания на других

почвах, пр
половину,
раза. Оче
которой с
растений
личествах
рослая п
характер
сравнени
Видов
резко отл
дом на не
чающихся
Сообществ
редких и
значитель
ми площа
нии район
странены
видов, на
на юге О
пени — на
распростр
ограничен
таллов (м
вестным
один вид
районов;
так же, к
расположе
но предпо
ковы пото
будет раз
наблюдени
вестняков
почв, бога
ру и фау
питательн
всех этих
почвенных
Почвы
влиянием
если их м
холма, в
ножия, поч
оттого, что
ного стока.
трипочвенн

почвах, причем количество кальция и калия сокращается наполовину, а магния, напротив, увеличивается в два — четыре раза. Очевидно, в растениях на серпентинитах магний в некоторой степени замещает другие основания. У некоторых растений в тканях листьев содержатся никель и хром, в количествах, весьма токсичных для других растений. Низкорослая по внешнему виду растительность на серпентинитах характеризуется иной экономикой питательных веществ по сравнению с сообществами других почв.

Видовой состав сообществ на серпентинитах обычно резко отличается от состава сообществ, расположенных рядом на несерпентинитовых почвах, и многие из видов, встречающихся и там и здесь, представлены разными экотипами. Сообщества серпентинитов известны ботаникам скоплениями редких и узкоэндемичных видов, распространение которых в значительной мере или целиком ограничено серпентинитовыми площадями. В условиях старых в геологическом отношении районов в теплых климатах на серпентинитах распространены наиболее крупные сосредоточения редких в мире видов, например, на прибрежном хребте и в районе Кламат на юге Орегона и севере Калифорнии и в еще большей степени — на Новой Каледонии. Эксперименты показали, что распространение одних видов на серпентинитовых почвах ограничено дефицитом кальция, а других — токсичностью металлов (магний, никель, хром) или каким-то вообще неизвестным взаимодействием элементов. В главе 2 упоминался один вид бабочек как популяция животных серпентинитовых районов; обычно наблюдается, что сообщества животных, так же, как и растений, неодинаковы на серпентинитовых и расположенных поблизости несерпентинитовых почвах. Можно предположить, что растительноядные насекомые неодинаковы потому, что различны виды растений, а состав птиц будет разный, если различна структура растительности. Это наблюдение оказывается справедливым при сравнении известняков с кислыми почвами и обширными площадями почв, богатых гипсом, которые также имеют отличные флору и фауну и неравную степень обеспеченности сообщества питательными веществами. Химические различия будут во всех этих случаях также вызывать заметные различия в почвенных организмах, но такие параллели еще не изучены.

Почвы варьируют в пределах определенных площадей под влиянием положения в рельефе и условий дренажа, даже если их материнские породы одинаковы. Вниз по склону холма, в направлении от его вершины к долине у подножия, почвы становятся все более увлажненными, отчасти оттого, что происходит постепенное увеличение подпочвенного стока. Склоновый сток, как поверхностный, так и внутрипочвенный, кроме того, переносит некоторые почвенные

питательные вещества и частицы почвы, так что последовательность почв по направлению к подножию склона отражает тенденцию повышения мощности почвенного слоя, увеличения содержания мелкозема и степени плодородия. Характеристики почвы также изменяются вниз по склону, и почвенный градиент (катена) вдоль склона соответствует топографическому градиенту увлажнения и градиенту растительных сообществ. Вследствие различий в рельефе и условиях дренажа, а часто также и в характере материнских пород структура почвенного покрова обычно достаточно сложна. Почвы, представляющие одну из больших почвенных групп, могут относиться к зональным и преобладать, но некоторые из таких зональных почв могут значительно отличаться друг от друга, а большинство территорий включают также азональные почвы. Детальная классификационная система, подобная Почвенной таксономии Соединенных Штатов, вызвана к жизни необходимостью иметь описания локального пространственного распределения почв и их зависимости от мозаики условий окружающей среды и растительных сообществ (или вида сельскохозяйственного использования почв). Наш последний пример представляет экстремальный случай локальных различий почвы и растительности, развивающихся на одной и той же материнской породе.

Превалирующим климаксом для береговой зоны графства Мендоцино на севере Калифорнии являются секвойевые леса. Вдоль берега протянулись ряды древних абразионных террас, которые некогда были отмелями. Они поднялись вместе с побережьем уже после того, как были сформированы, и теперь представляют своеобразную геологическую лестницу, на нижней ступеньке которой располагается современный берег, а на верхней, на высоте 200 м над уровнем моря, — терраса, имеющая возраст около миллиона лет. На наклонных бортах и на эродированных частях террасы почвы хорошо дренированы, и секвойевые леса произрастают здесь на лесных буроземах, характеризующихся отсутствием уплотненного горизонта, непрерывным поступлением освобождающихся в ходе выветривания материнских пород питательных веществ и высоким плодородием. На ровных участках террас дренаж выражен плохо. Почвам свойственно переменное увлажнение, они заболачиваются в сезоны дождей и становятся пыльно-сухими летом. В этих условиях происходит интенсивное выщелачивание; вместе с гуминовыми кислотами питательные вещества перемещаются вниз до железистого или глинистого горизонта, который оказывается непроницаемым для корней растений и почвенной воды. Почва над этим горизонтом в основном состоит из кремния, она очень кислая, белого цвета, с мучнистой структурой. Таким образом, почва является резко выраженным подзо-

Рис. 6-
структу
переход
Pinus
по град
графств
1969, р.

лом, к
той же
та, в к
золах
рослый
леньки
кустар
Vaccin
Сек
нии в
лены
фильн
форми
раниче
снижае
послед
тем п
63, 21
2,4 кг/
и масс
шинств
ний фо
к пигм
мейного
рых р
пигмей
мосферу

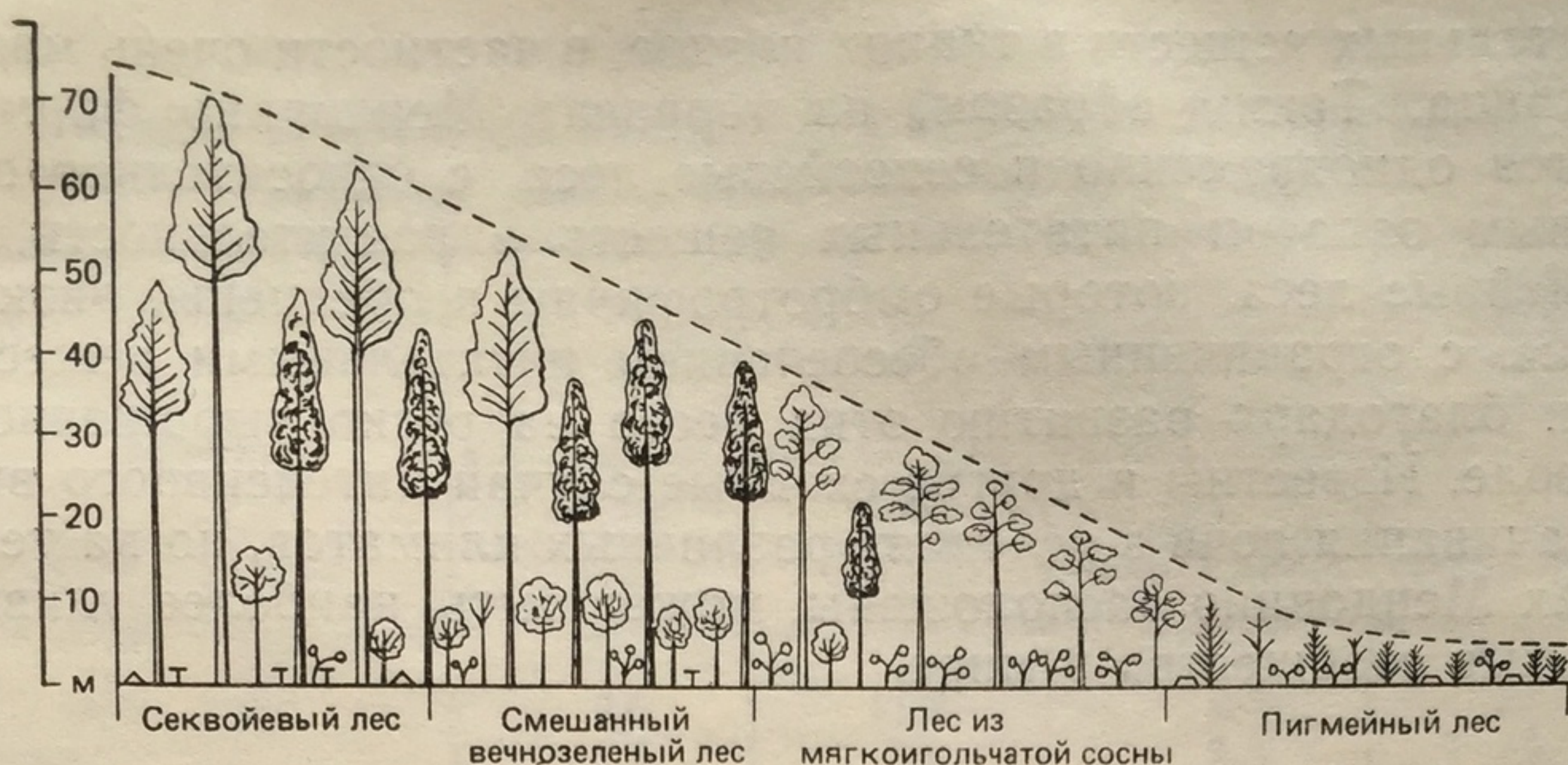


Рис. 6-8. Ценоклин террасы Мендоцино. Изменение видового состава и структуры от гигантских секвойевых лесов (*Sequoia sempervirens*) через переходные типы (склерофильные леса из *Pseudotsuga menziesii* и леса с *Pinus muricata*) до пигмейных кипарисовых лесов (*Cupressus pygmaea*) по градиенту выщелачивания и обеднения почвы на береговых террасах в графстве Мендоцино, штат Калифорния. (Н. Jenny et al. «Madroño», 20, 1969, p. 60—79; A. B. Westman, R. H. Whittaker. «J. Ecol.», 63, 1975, p. 493.)

лом, который возник в условиях выщелачивания одной и той же материнской породы (граувакка) и того же климата, в каких образовалась и почва секвойевых лесов. На подзолах с орштейновым горизонтом формируется очень низкорослый лес или редколесье из карликовых кипарисов и маленьких, обычно один-два метра высотой, сосен, с низким кустарничковым покровом, в котором доминируют виды *Vaccinium* и эндемичная толокнянка.

Секвойевый и пигмейный леса встречаются на расстоянии в десятки метров друг от друга, а между ними вкраплены смешанные вечнозеленые леса (дугласия со склерофильными деревьями) и сосновые леса. Растительность формирует ценоклин с очень резкой сменой сообществ на ограниченном расстоянии (рис. 6-8). Высота сообщества круто снижается вдоль ценоклина. Вот некоторые оценки этой последовательности от секвойевого леса к сосновому и затем пигмейному: верхняя граница полога соответственно 63, 21 и 2 м, надземная биомасса — более 210, 40 и 2,4 кг/м², надземная продукция — 1325, 1190 и 300 г/м²·год и масса подстилки — 2,6, 4,7 и 0,5 кг/м². Количество большинства питательных веществ почвы в доступных для растений формах уменьшается в направлении от секвойевого леса к пигмейному, но содержание алюминия выше в почвах пигмейного леса, что может делать их токсичными для некоторых растений. Содержание натрия в тканях растений пигмейного леса отражает его интенсивное поступление в атмосферу из вод близлежащего океана. Содержание других

питательных веществ в тканях низкое, в частности очень мало марганца. Таким образом, на террасах Мендоцино формируются одновременно и секвойевые леса, с относительно огромным запасом питательных веществ в растительности, и пигмейные леса, которые омбротрофичны и обеднены, низкорослы, с ограниченным обеспечением питательными веществами благодаря развитию этих лесов на резко выраженном подзоле. Известны и другие сходные случаи интенсивного выщелачивания почв в условиях различных климатов, но на террасах Мендоцино расположены, может быть, наиболее удивительные сообщества в мире.

Водосборы

Химические связи организмов и среды необходимо, однако, проследить и в более широком плане. Лес является частью ландшафта, планктонное сообщество — частью водоема. Мы расширим круг наших интересов от отдельного участка леса до речного водосбора как ландшафтной единицы и будем трактовать его как крупную экосистему.

Небольшой залесенный водосбор экспериментальной лесной станции Хаббард-Брук в Белых горах, штат Нью-Гэмпшир, в этом плане изучался Ф. Г. Борманном, Д. Э. Лайкенсом и другими. Соответствующие приборы позволяют точно измерить объем воды, стекающей с водосбора в разное время. Химический анализ воды, проводимый в разные сезоны, дает возможность определить количество питательных элементов, выносимых с водосбора за год (табл. 6-4). В течение года измерялось также количество атмосферных осадков и проводился их химический анализ. Принос питательных веществ с осадками показан для нескольких элементов в той же таблице. Как видно, для первых четырех элементов их поступление с осадками и со стоком не сбалансированы, поэтому очевидно, что для экосистемы необходим какой-то дополнительный источник питательных веществ. Этим источником является процесс выветривания, который постепенно разрушает материнские породы (гранит и ледниковые отложения) и поставляет в почву водосбора растворимые неорганические питательные вещества.

Процесс выветривания трудно поддается прямому измерению, но для устойчивой системы количество выделяемых при этом веществ может быть принято как приблизительно соответствующее значениям табл. 6-4. Лес Хаббард-Брук — молодой и растущий, и мы не можем утверждать, что данные табл. 6-4 отражают баланс устойчивого состояния всех трех компонентов системы: сток, атмосферные осадки и выветривание. Тем не менее, если мы положим в основу расче-

Кальций
Натрий
Магний
Калий
Аммоний
Нитраты
Сера
Кремний
Алюминий

G.

тов эл
ношен
мы см
для в
позвол
ется с
но экв
род (п
шедши
0,04 м
Хаббар
для во
для го
том, чт
защищ

В
тратно
отрица
ниям
стему
зелены
се ден
цикл а
чающих
цию его
тате де

11 Зак.

Таблица 6-4

Баланс питательных веществ для водосбора Хаббард-Брук.
Значения даны в кг/га · год ($= 10\text{г/м}^2 \cdot \text{год}$)¹

Элемент	Облесенный водосбор			Водосбор с вырублен- ным лесом
	принос с осадками (вход)	вынос со стоком (выход)	разность= чистый вынос	разность= чистый вынос
Кальций	2,6	11,7	9,1	77,9
Натрий	1,5	6,8	5,3	15,4
Магний	0,7	2,8	2,1	15,6
Калий	1,1	1,7	0,6	30,4
Аммонийный азот	2,1	0,3	-1,8	1,6
Нитратный азот	3,7	2,0	-1,7	114,0
Сера	12,7	16,2	3,5	2,8
Кремний	следы	16,4	16,4	30,0
Алюминий	следы	1,8	1,8	20,7

¹ G. E. Likens, F. H. Bormann. Nutrient cycling in ecosystem, 1972.

тов элементы, биологическая потребность в которых по отношению к их запасу минимальна (особенно натрий), тогда мы сможем использовать приводимые в таблице разности для вычисления скорости выветривания. Такие вычисления позволяют предполагать, что материнская порода разрушается со скоростью $70\text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$. Эта величина приблизительно эквивалентна понижению уровня поверхности горных пород (при полном выветривании) на 50 см за 13 000 лет, прошедших после окончания оледенения; следовательно, около $0,04\text{ мм/год}$. Скорость понижения уровня почвы в лесу Хаббард-Брук в настоящее время примерно равна таковой для всей поверхности земли. Но это несколько ниже, чем для горных склонов в некоторых других районах; причина в том, что полное покрытие рассматриваемого водосбора лесом защищает его почвы от эрозии.

В табл. 6-4 неорганический азот (в аммонийной и нитратной формах) в отличие от всех других элементов имеет отрицательное значение разности. Азот в доступных растительных формах может дополнительно поставляться в экосистему при фиксации атмосферного азота бактериями и синезелеными водорослями, а также теряться из леса в процессе денитрификации. Таким образом, протекает активный цикл азота между атмосферой и лесной экосистемой, включающий поступление азота в экосистему с осадками, фиксацию его микроорганизмами и возврат в атмосферу в результате денитрификации. Существует также более значительный

внутренний цикл азота. Азот извлекается из почвы растениями и возвращается в конечном итоге в почву с опадом. Бактерии и грибы воздействуют на опад, разлагая основные азотсодержащие соединения — белки — и освобождая аммоний. Возможно, большая часть аммония непосредственно потребляется микоризой и растениями. Некоторая его часть может быть также окислена (нитрифицирована) до нитрита и нитрата, но представляется, что это окисление в лесу выражено слабо и, возможно, отчасти ингибируется аллелохимическими воздействиями на почву. Несмотря на существование этого внутреннего переноса азота и его трансформацию, вынос азота в речку (в форме аммония, нитратов и органических соединений) незначителен.

Наблюдения за режимом поверхностного стока с площади водосбора в течение года служат дальнейшим свидетельством функции экосистемы. Содержание в воде растворенных питательных элементов относительно постоянно, несмотря на колебания объема стока после гроз и по сезонам года. Вода, большая часть которой попадает в реку за счет подповерхностного стока, в основном стабилизирована по химическому составу в результате взаимодействия с почвой, через которую она проходит. Несколько в большей степени изменчив сток элементов минерального питания, содержащихся в частицах, взвешенных в текучей воде. Преобладающую часть года твердый сток мал, но он резко возрастает после ливней, когда река становится полноводной и быстрой, и весной, когда тает снег. Способность воды к переносу частиц и даже более крупных предметов возрастает по мере увеличения скорости воды. В целом же среднегодовой сток взвешенных наносов с площади водосбора невелик по сравнению со стоком растворенных веществ — $2,5 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ против $14,0 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$. Значительную часть твердого стока составляют песок и другие неорганические почвенные материалы, сток органических частиц составляет только около $1,0 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$. Это органическое вещество (главным образом частицы и фрагменты разлагающихся листьев) представляет чистую продукцию экосистемы, выносимую из леса в реку, где она может быть использована в качестве пищи речными организмами. Это количество невелико по отношению к продукции леса, но оно представляет главный ресурс пищи в реке.

Продуктивность леса анализировалась теми же методами, которые использовались в Брукхейвенском лесу. Чистая первичная продукция леса была оценена как $760 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ (надземная) и $140 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ (подземная) за период наблюдений 1961—1965 гг. Из этого количества $217 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ ежегодно поступают на поверхность почвы в качестве древесного опада, а $273 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ — как опад листьев. Древес-

ный оп
ней (4
стую п
древес
леса,
имел
чем в
2,8 кг/
бард-Б
35 кг/
двух с
в рек
дукции
нях др
массы.
Уве
гатель
дены 3
весины
ществ
смыв.
что за
нях во
Для н
весные
ных, е
уровня
По это
ных тк
личете
для ра
ных ве
продук
опадом
Смыв
которы
табл. 6
шей ст
вовес
вод с
(табл.
ментов
скорост
калий,
тривани
сбора.
Веро
твержда

ный опад меньше, чем надземная продукция древесных тканей ($463 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$). Разница $190 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ представляет чистую продукцию экосистемы, ее рост за счет аккумуляции древесных тканей в этом молодом лесу, выросшем на месте леса, вырубленного между 1909 и 1917 гг. В 1965 г. лес имел надземную биомассу $13,3 \text{ кг/м}^2$ (в два раза меньше, чем в Брукхейвенском лесу) (см. табл. 5-1) и подземную — $2,8 \text{ кг/м}^2$. Можно предполагать, что надземная биомасса Хаббард-Брука в состоянии климакса увеличится примерно до 35 кг/м^2 , если рост будет непрерывным в течение еще двух столетий. Ежегодный принос органического вещества в реку составляет только $0,5\%$ чистой надземной продукции экосистемы, которая аккумулируется в лесу в тканях древесины, и $0,01\%$ — общей уже аккумулированной биомассы.

Увеличение биомассы включает увеличение запасов питательных веществ, содержащихся в лесу. В табл. 6-5 приведены запасы некоторых питательных веществ в тканях древесины и в листьях, ежегодное поступление питательных веществ в древесину и в кору, а также в почву через опад и смыв. Если объединить все зольные элементы, то окажется, что запас питательных веществ в надземных древесных тканях возрос примерно на $1,4\%$ в год за период 1961—1965 гг. Для некоторых элементов количество, поступающее в древесные ткани (оно примерно в 1,2 раза выше приведенных, если принять во внимание массу древесины и ниже уровня почвы), больше значений, указанных в табл. 6-5. По этой причине натрий, который накапливается в древесных тканях в наименьших количествах по сравнению с количеством, освобождаемым при выветривании, используется для расчета скорости выветривания. Часть запаса питательных веществ, превышающая ту, которая содержится в чистой продукции экосистемы, ежегодно возвращается в почву с опадом и через смыв с поверхности надземных органов. Смыв различается в некоторых аспектах от того процесса, который был показан для дубового леса в Англии (см. табл. 6-2). Так, магний в Хаббард-Бруке смывается в меньшей степени; здесь же происходит смывание азота в противовес частичному перехвату азота при стекании дождевых вод с поверхности деревьев в дубовом лесу. Смыв элементов (табл. 6-5) может быть сопоставлен со стоком тех же элементов в реку (табл. 6-4). Калий вымывается в почву со скоростью $3 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$, но, несмотря на вымывание (плюс калий, возвращаемый при разложении опада и при выветривании), только $0,06 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ калия отчуждается с водосбора.

Вероятность удержания питательных веществ в лесу подтверждается экспериментом. На одном из участков водосбо-

Таблица 6-5

Питательные вещества в древесном ярусе Хаббард-Брука. Надземный запас веществ дан в г/м^2 для древесины, коры и летних листьев. Потоки веществ даны в $\text{г/м}^2 \cdot \text{год}$ для прироста массы древесины и коры в надземной части, опада (включая древесину и кору) и смыва. Скорость круговорота вычислена как отношение количества смываемых веществ плюс годовой опад к запасу элемента в надземной массе¹.

Элемент	Древесина и кора		Летние листья	Опад	Смыв	Круговорот, скорость/год
	запас	прирост				
Азот	27,7	1,48	6,59	5,27	0,992	0,178
Фосфор	2,84	0,154	0,518	0,36	0,068	0,125
Сера	3,62	0,165	0,493	0,55	2,10	0,633
Кальций	36,3	1,61	1,85	3,97	0,673	0,121
Калий	12,4	0,561	2,84	1,77	3,01	0,310
Магний	3,11	0,138	0,458	0,55	0,200	0,208
Марганец	3,34	0,154	0,454	0,98		0,30 ²
Железо	0,300	0,011	0,033	0,040		0,14 ²
Цинк	0,447	0,021	0,033	0,062		0,16 ²
Натрий	0,155	0,0055	0,0047	0,010	0,031	0,255
Медь	0,038	0,0017	0,0027	0,004		0,12 ²
Углерод	5880	210	127	254	0,506	0,042

¹ Данные R. H. Whittaker et al. «Ecological Monographs», 44, 1974, p. 233–254; G. E. Likens, F. H. Bormann. «Yale Univ. Forest Sch. Bull.», 79, 1970; J. R. Gosz et al. «Ecological Monographs», 43, 1973, p. 173–191; J. S. Eaton et al. «Journal of Ecology», 61, 1973, p. 495–508.

² Оценено без данных о смыве.

ра Хаббард-Брук были срублены все деревья и убиты все растения нижних ярусов; все мертвые остатки деревьев и других растений были оставлены на поверхности почвы. Эффект сведения леса показан в правой колонке табл. 6-4. Сток почти всех учитываемых веществ (кроме аммония и сульфата) резко увеличился. Это увеличение было наиболее значительным для одного из основных питательных элементов — нитратного азота, вынос которого возрос от $0,12 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ для облесенного водосбора до более чем $10 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ для водосбора с вырубленным лесом. То, что произошло увеличение стока нитратов, а не аммония, — это результат нарушения цикла азота в лесу. На безлесном водосборе при разложении белка выделяется аммоний, но в отсутствие растений почти весь аммоний окисляется бактериями до нитритов и нитратов. В результате большое количество нитрата вымывается из почвы в реку, и нитрат как анион способствует выносу с водосбора также катионов металлов (кальция, магния, калия, натрия и др.), соединяясь с ними (табл. 6-4). Одновременно сведение леса увеличило

мощность поверхностного стока воды на 30—40% по сравнению с облесенным водосбором, так как вода больше не расходовалась на транспирацию растений. Сток органического вещества и минеральных частиц почвы в условиях безлесия также возрос в 11 раз по сравнению с облесенным водосбором, хотя эрозия при валке деревьев была сведена к минимуму: не проводилось волочения и удаления деревьев. Когда обнаженные почвы горных склонов не защищены от последствий лесозаготовок, потери органических веществ и почвы с водосбора в результате эрозии могут быть значительно больше. Несрубленный лес, напротив, обладает саморегулирующими и самозащитными функциями. Дождевые воды впитываются в почву и медленно и постепенно извлекаются из нее растениями и транспирируются ими, а через подпочвенный сток выносятся по уклону и в реки. Лес, таким образом, имеет тенденцию сохранять свой запас питательных веществ, свою почву и органическое вещество от потерь в результате вымывания и эрозии.

Водосборы, облесенные или лишенные леса в результате вырубки, являются частями более крупного ландшафта, который может включать другие малые водосборы, дренирующие их ручьи, озеро, куда впадают некоторые водотоки, и крупную реку, которая вытекает из данного района. Некоторые последствия вырубки леса могут распространяться вниз по течению. Увеличение притока питательных веществ в сочетании с доступом солнечного света вызывает пышное развитие водорослей в реке, протекающей по территории с вырубленным лесом; это обогащение питательными веществами передается более крупной реке, в которую она впадает. Три экосистемы — лес, река и озеро — связаны между собой потоком питательных веществ. Рис. 6-9 иллюстрирует поток углерода для этих трех экосистем в направлении от облесенного водосбора через ручей с его скудной продукцией к озеру. Неорганические питательные вещества имеют те же циклы, так что, например, для атома калия в течение одного лета вполне возможен круговорот от почвы через деревья и назад в почву, вынос с водосбора и сток по реке и круговорот через планктонные организмы озера. Если, допустим, атом калия покидает озеро вместе с речными водами, то он может попасть в реку Мерримак и далее, покинув Новую Англию, в Атлантический океан.

Скорость, с которой питательные вещества выносятся с облесенных водосборов, определяется характером циркуляции этих элементов между лесом и почвой и в первую очередь степенью связанности данного элемента в органическом веществе и его устойчивостью в круговороте. Однако нет вещества, способного полностью сохраняться в локальном круговороте, неизбежны некоторые потери питательных ве-

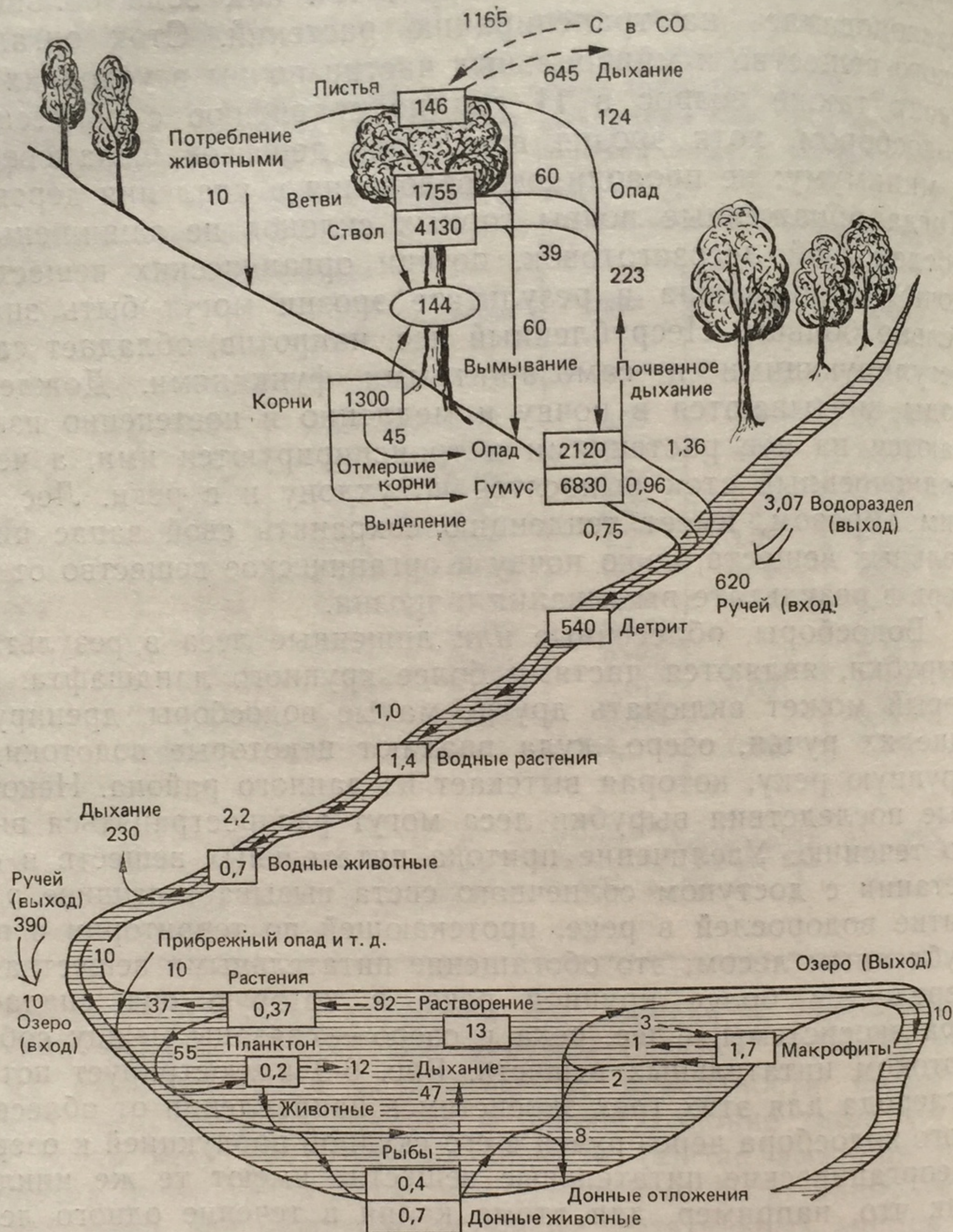


Рис. 6-9. Поток углерода в ландшафте Хаббард-Брук (штат Нью-Гэмпшир) в направлении от лесного цикла на возвышенности через Медвежий ручей до озера Зеркальное. Числа в квадратах — биомасса (в гС/м²), числа на стрелках — потоки (в гС/м²·год; коэффициент 2,2 переводит количество углерода в сухое вещество). Определены потери углерода на дыхание растений. Стрелки внутри контуров показывают переход углерода через различные элементы ландшафта — водораздел (130 га), ручей (0,59 га) и озеро (85,1 га). Озеро Зеркальное питают и другие, сходные с Медвежьим ручьем реки. (R. H. Whittaker et al., «Ecological Monographs», 44, 1974, p. 233—254; J. R. Gosz et al., Ibidem, 43, 1973, p. 173—191; J. S. Eaton et al., «Journal of Ecology», 61, 1973, p. 495—508; S. F. Fischer, G. E. Likens. «Bioscience», 22, 1972, p. 33—35; Jordan, G. E. Likens. «Verh. Int. Ver. Limnol», 19; кроме того, неопубл. данные Р. Уиттекера и Г. Лайкинса.)

ществ с водой, стекающей по поверхности почвы и сквозь почву. Уровень продукции леса должен до некоторой степени определяться и в конце концов ограничиваться интенсивностью поступления питательных веществ. На продукцию озера в свою очередь воздействует принос питательных веществ с его водосбора, так как этот принос возмещает неизбежные потери питательных веществ с речным стоком и при отложении донных осадков. Следует также отметить: 1) жизнь на суше до некоторой степени зависит от процесса выветривания, в результате которого образуются питательные вещества, замещающие те, что теряются из почвы через над- и внутрипочвенный сток; 2) дождевые воды — «чисты», но не так, как дистиллированная вода. Жизнь на суше также в известной степени зависит от содержащихся в атмосферных осадках неорганических питательных веществ, которые, попав на земную поверхность, становятся частью функции природных и сельскохозяйственных сообществ.

Биогеохимия и океаны

Вопрос о том, откуда берутся питательные вещества в атмосферных осадках, — один из самых важных. Они поступают большей частью из моря. Свыше 70% земной поверхности занимает океан; ветры и брызги волн смешивают капли морской воды с нижними слоями атмосферы; капли испаряются, оставляя частицы соли в воздухе, турбулентное и конвекционное движение воздуха поднимает их вверх в атмосферу. Частицы могут позже, находясь над сушей, служить в качестве центров конденсации снежинок, или раствориться в дождевых каплях, или оседать; во всех случаях они становятся частью питательных веществ, содержащихся в атмосферных осадках.

Таким образом, вполне вероятно и то, что атом калия, который поступил в лес Хаббард-Брук при таянии снега весной, прибыл по воздуху из океана, и то, что калий, вымытый из леса в речку, лишь находится на обратном пути в океан. Вполне возможно также, что в течение ряда лет атом калия участвует в циркуляции питательных веществ в лесу или в поле пшеницы в промежутке между теми годами, на протяжении которых он входит в химический состав воды и выполняет функцию питательных веществ в морской планктонной экосистеме. Читатель должен знать, что суша и море связаны круговоротом питательных веществ и что расширение пространства, в котором можно и должно вести изучение циклов питательных веществ, в конечном счете приводит к мировой экосистеме. Изучение глобального химического круговорота — концентрация, отложение и возврат элементов — является объектом биогеохимии.

Соотношение химических элементов в дождевой воде, иллюстрируемое табл. 6-4, не соответствует тому же соотношению для морской воды. Например, в дождевой воде кальция и азота в несколько раз больше (содержание не в абсолютных значениях, а по отношению к натрию), чем в морской. Наше утверждение о морском происхождении питательных веществ в атмосферных осадках для этих и других элементов должно быть уточнено. Содержание кальция в атмосферных осадках увеличивается в некоторых районах в направлении от прибрежных к внутренним территориям. Определенное количество кальция попадает в осадки из океана, но большая его часть — вместе с пылью, поднимаемой ветром с поверхности суши в атмосферу в одном месте и возвращаемой на поверхность земли (либо в виде частиц, либо в растворе) в другом. Основным источником кальция является развевание почв в районах, сложенных известковыми горными породами, в составе которых преобладает CaCO_3 . Заметим, что речь идет не о сухопутных отложениях кальция, а об известняках, которые представляют собой осадочные породы, возникшие на дне океана и поднятые на поверхность в последующие миллионы лет геологическими процессами. Таким образом, имеются два главных типа циркуляции кальция в направлении от моря к суше: кратковременный — морские брызги, атмосфера — и долгосрочный — осаждение, формирование горных пород, их подъем, обнажение, выветривание и пылеобразование. Главные особенности биогеохимического цикла кальция показаны на рис. 6-10.

Вклад суши в океан значителен. Он оценивается как $2,73 \times 10^9$ т растворенных веществ, ежегодно доставляемых в моря реками. Пресная вода менее плотная, чем морская, так как в последней растворены соли. Питательные вещества, приносимые в море реками, обычно имеют тенденцию смешиваться с поверхностными водами близ берегов, где эти питательные вещества могут участвовать в создании продуктивности прибрежных вод. Некоторые питательные вещества, содержащиеся в речных водах, задерживаются и используются в продукционном процессе устьев рек, где речные и морские воды встречаются и смешиваются приливом. Вместе с растворенными питательными веществами реки приносят в море органические частицы и глину, пылеватые частицы и песок в количестве, примерно равном $9,3 \times 10^9$ т/год в период перед нарушением поверхности суши человеком и, вероятно, около 24×10^9 т/год в наши дни. Прочий материал, попадающий в море с суши, это — минеральные частицы, заключенные в ледниках и айсбергах, переносимый ветром песок прибрежных пустынь, пыль, поднятая вверх над континентами и попадающая в океан с атмосферными осадками.

Рис. 6-10. Б
роты внутри
бальную цир
ность — атм
сферными о
В. Долгоср
породах — о
щение в ок
ст

Некоторая
щества. П
частью ра
тах (а та
шаться в
Питате
дах, могу
медленно
от побере
дель или
нов. В гл
или Анта
по напра
против не
го бассей
и стратиф
термокли
ных частях

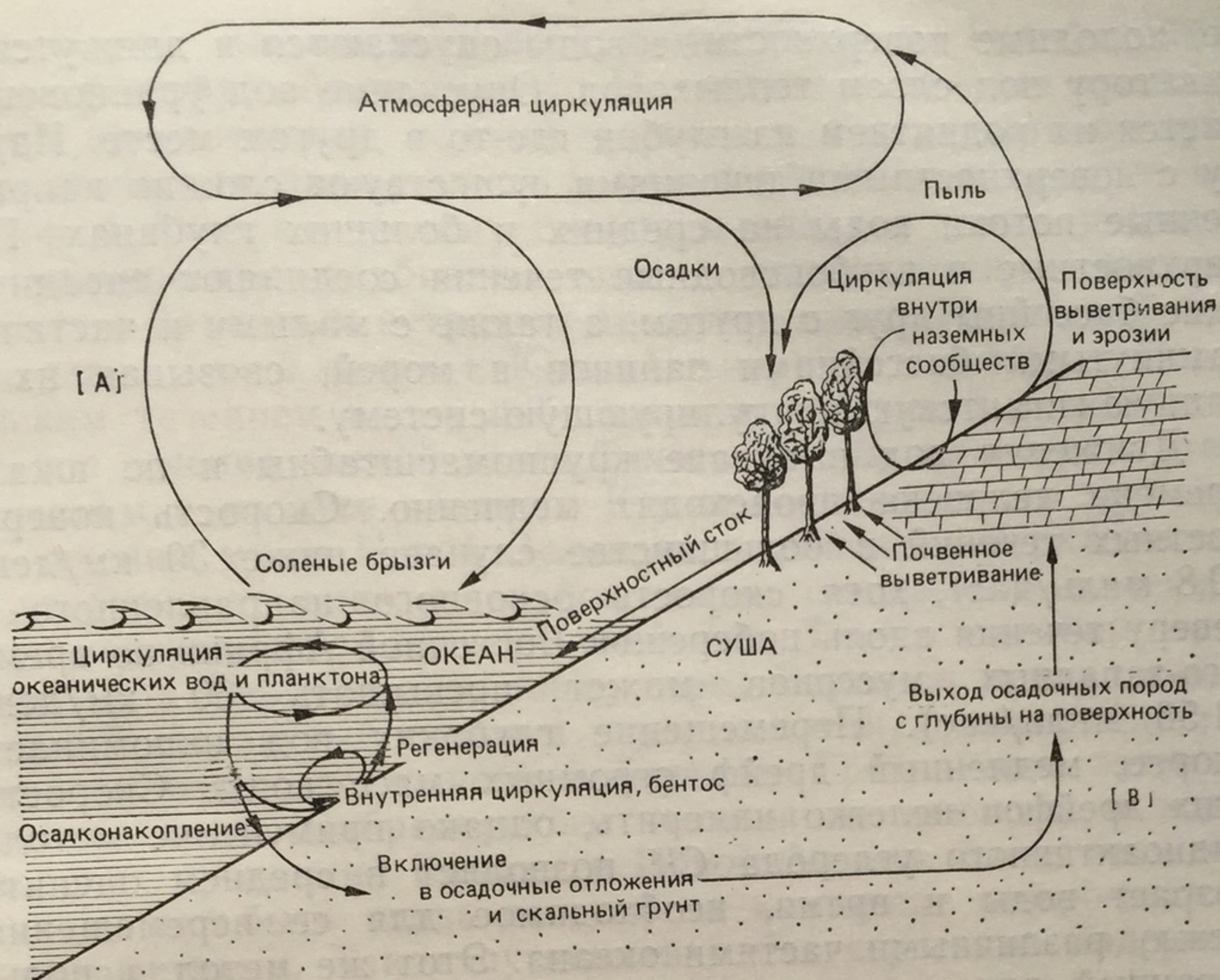


Рис. 6-10. Биогеохимические циклы кальция и других элементов. Круговороты внутри экосистем, на суше и в океане, связаны через циклы в глобальную циркуляцию. А. Кратковременные циклы: океаническая поверхность — атмосфера (солёные брызги волн) — выпадение на сушу с атмосферными осадками и возвращение назад в океан с речным стоком. В. Долгосрочные циклы: осаждение в океане — захоронение в осадочных породах — обнажение после подъёма этих пород на поверхность — возвращение в океан различными путями (выветривание, распыление, речной сток, атмосферная циркуляция и атмосферные осадки).

Некоторая часть этого материала содержит питательные вещества. Поступая в море, они становятся важной составной частью различного рода отложений, хотя их доля в осадках (а также и размеры частиц) имеет тенденцию уменьшаться в направлении от прибрежных мест в глубь океана.

Питательные вещества, содержащиеся в прибрежных водах, могут быть унесены течениями в открытый океан или медленным дрейфом поверхностных вод перемещаться вдаль от побережья. Они могут быть — в течение нескольких недель или месяцев — перенесены в центр открытых вод океана. В главных океанических бассейнах (исключая Южный, или Антарктический) течение поверхностных вод круговое по направлению часовой стрелки в северном полушарии и против нее — в южном. Вода ближе к середине океанического бассейна и в центре его круговых циркуляций стабильна и стратифицирована; теплые поверхностные воды отделены термоклином от холодных вод больших глубин. В определенных частях океанов, и прежде всего в Арктике и Антаркти-

ке, холодные поверхностные воды опускаются и движутся к экватору под слоем теплых вод. Опускание вод уравнивается их поднятием из глубин где-то в другом месте. Наряду с поверхностными течениями существуют сложно направленные потоки воды на средних и больших глубинах. Поверхностные и глубоководные течения соединяют океанические бассейны друг с другом, а также с малыми и частично замкнутыми бассейнами заливов и морей, связывая их в единую гигантскую циркулирующую систему.

Движения вод в океане крупномасштабны и по шкале времени человека происходят медленно. Скорость поверхностных течений в большинстве случаев ниже 30 км/день (0,8 миль/час), хотя скорость основного направленного к северу течения вдоль побережья Восточной Африки во время юго-западных муссонов может превышать 60 км/день (1,56 миль/час). Перемещение глубоких вод напоминает, скорее, медленный дрейф огромных масс воды. Скорости этих дрейфов нелегко измерить, однако применение метода радиоактивного углерода C^{14} позволяет в среднем оценить возраст воды и время, необходимое для ее перемещения между различными частями океана. Этот же метод, использованный для оценки величайшего глубоководного течения Тихого океана глубже 2500 м, дал скорость 0,05 см/сек, или около 0,043 км/день, и время перемещения из Антарктического океана в Тихий на 30° северной широты — около 600 лет. Относительная устойчивость водных масс к передвижению может быть выражена также через время пребывания. Если принять объем речного стока за 27×10^{12} м³/год, то среднее время пребывания для воды океанов будет равно примерно 50 000 лет (без учета испарения с водной поверхности и поступления вод в океан с атмосферными осадками). Внутри собственно океана время пребывания для главных водных масс и районов может быть определено на основе объемов и скоростей входящих и выходящих течений. В одной упрощенной модели время пребывания для масс поверхностных вод оценено около 10 лет (Северная и Южная Атлантика) и 25 лет (Тихий и Индийский океаны). Предполагаемое время пребывания глубоких вод составляет для Атлантики 600 лет, для Тихого и Индийского океанов 1300 лет. Промежуточные величины получены для Арктического (45 лет) и Антарктического (100 лет) океанов, в которых турбулентный обмен между поверхностью и глубинами распространен и как подъем глубинных вод, и как опускание вод в районах конвергенции.

Пути передвижения питательных веществ через лабиринт поверхностных и глубоководных течений океанов сложны и разнообразны, но мы можем построить в качестве примера модель предполагаемого пути атома калия: от прибрежных

вод Нов
через се
ными ар
атлантич
ватор к
антаркти
вместе с
ан, чере
анским
альное т
течением
го течен
конверге
под пов
экватор
верный
течение
южные
морских
лия мож
ными в
в пути м
В те
имеет п
в питан
всюду в
сте с о
ми: чем
рсятно,
тем их
из пове
его раз
трита
служит
но (ка
пользо
щества
Осадки
разных
органи
Скорос
соответ
прирос
причем
средни
0,01 м
чем 0,
и осад

вод Новой Англии в северную оконечность Гольфстрима; через северную Атлантику до Исландии; совместно с холодными арктическими водами переход с поверхности в глубь атлантических движущихся к югу глубинных вод; через экватор к Антарктическому океану и назад в места подъема антарктических глубинных вод к поверхности, к востоку вместе с Западным ветровым дрейфом, минуя Индийский океан, через Тихий океан к Южной Америке; к северу с Перуанским течением вдоль побережья и по кривой в экваториальное течение южной части Тихого океана; на запад с этим течением и по дуге великого Южно-Тихоокеанского кругового течения мимо Новой Зеландии к району антарктической конвергенции; вниз, в глубоководья, смещаемые к северу под поверхностной циркуляцией вод Тихого океана; через экватор к Беринговому морю; через Берингов пролив в Северный Ледовитый океан и через подледную циркуляцию в течение вдоль восточного побережья Гренландии, затем в южные воды Лабрадорского течения и, наконец, в воды морских провинций Канады и Новой Англии. Здесь атом калия может быть вновь отнесен на континент северо-восточными ветрами. Такое путешествие без серьезных задержек в пути может длиться 1000 лет.

В течение этого длительного путешествия атом калия имеет постоянную возможность не только принимать участие в питании планктона, но и быть перенесенным на дно. Повсюду в океанах питательные вещества движутся вниз вместе с опускающимися организмами и всякого рода частицами: чем продуктивнее поверхностные воды, тем более вероятно, что они больше потеряют питательных веществ путем их осаждения. Много питательных веществ, выносимых из поверхностных вод в оседающий детрит, поступает при его разложении в воды средних глубин. Некоторая часть детрита тем не менее достигает дна океана, где она может служить пищей для организмов бентоса. Либо непосредственно (как материал для скелета), либо косвенно (после использования в детритных цепях бентоса) питательные вещества могут прочно включаться в состав донных осадков. Осадки, морской ил или тина, представляют смесь разнообразных частиц наземного происхождения, скелетов морских организмов и некоторого количества органического вещества. Скорости накопления осадков в океане малы и в среднем соответствуют скорости эрозии земной поверхности. Средний прирост седиментов в океане составляет около 0,01 мм/год, причем скорости уменьшаются от значений, превышающих средние, в прибрежных водах через примерно 0,005—0,01 мм/год для ила из фораминифер (*Globigerina*) до менее чем 0,005 мм/год для ряда глубоководных диатомовых илов и осадков из красной глины.

Вследствие потерь при опускании на дно концентрации химических элементов в морской воде определяются не только их растворимостью и содержанием в продуктах выветривания и в речных водах. Концентрации определяются потребностью организмов в данном элементе и соотношением, с одной стороны, между скоростями перемещения и осаждения и, с другой — между величиной приноса реками и растворимостью. Если считать, что океан находится в стабильном состоянии в отношении питательных веществ, то тогда поступление и вынос будут равны и время пребывания (см. табл. 6-3) может быть вычислено при делении величины запаса питательных веществ в океане или на скорость чистого приноса или на скорость перехода в осадок. В табл. 6-6 сопоставлены средние концентрации некоторых основных химических элементов в воде океана, в речной воде и в морских растениях, а также их время пребывания в море. Содержание питательных веществ в морских растениях совершенно иное, чем в наземных растениях. Используя обилие в морской воде многих элементов и преимущество осмотического баланса с морской водой, морские водоросли поглощают соли в количествах, которые определяют более высо-

Таблица 6-6

Содержание химических элементов в морской и речной воде и в сухом веществе морских растений (бурые водоросли)¹

Элемент	Средняя концентрация, в частях на миллион частей			Время пребывания, годы
	морская вода	речная вода	морские растения	морская вода
Натрий	10 500	6,3	33 000	$2,6 \times 10^8$
Магний	1 350	4,1	5 200	$4,5 \times 10^7$
Кальций	400	15	11 500	8×10^6
Калий	380	2,3	52 000	11×10^6
Стронций	8	0,08	1 400	19×10^6
Железо	0,01	0,67	700	$1,4 \times 10^2$
Марганец	0,002	0,012	53	$1,4 \times 10^3$
Кремний	3	6,5	1 500	8×10^3
Углерод	28	11	345 000	
Хлор	19 000	7,8	4 700	
Сера	885	3,7	12 000	
Бром	65	0,021	740	
Бор	4,6	0,013	120	
Фтор	1,3	0,09	4,5	
Азот	0,5	0,23	15 000	$2,5 \times 10^3$
Фосфор	0,07	0,005	2 800	

¹ E. D. Goldberg. The ocean as a chemical system, 1963; D. A. Livingstone. «U. S. Geological Survey Professional Paper», 440-G, 1963; H. J. M. Bowen. Trace Elements in Biochemistry, London, 1966.

кое содержание в них минеральных веществ по сравнению со многими наземными растениями. Количество веществ в различных типах водорослей широко отклоняется от значений табл. 6-6; диатомовые, например, имеют кремния около 200 000 частей на миллион. В некоторых видах отдельные элементы содержатся в очень высокой концентрации. Некоторые из этих концентраций, например серная кислота в вакуолях водорослей *Desmarestia*, вероятно, служат для защиты против животных-консументов.

Одни элементы в значительной мере сконцентрированы в морских организмах, другие — обильны в морской воде, так как потребность в них у организмов низка по сравнению с их высокой растворимостью и скоростью поступления. Эти элементы, в том числе натрий, магний, калий, кальций, хлор и сера, имеют очень длительное время пребывания, выражаемое миллионами лет (см. табл. 6-6). Другие элементы, приносимые в океан в больших количествах, имеют намного более низкую концентрацию из-за потребления их организмами и последующих потерь в донный осадок; к ним относятся кремний, азот, марганец и фосфор со временем пребывания, измеряемым тысячами лет. Таким образом, подобно химии почв, химия морской воды корректируется организмами, и поэтому остаются неясными первоначальный состав и размер поступления продуктов выветривания в течение геологического времени.

Скорости переноса многих элементов в биогеохимических круговоротах трудно измерить. Один из циклов, представляющих интерес для человека и отличающийся от показанного на рис. 6-10, — это возврат фосфора на поверхность суши с пометом (гуано) морских птиц, питающихся рыбой в море и гнездящихся на островах или прибрежных частях материков. Скорость переноса фосфора на сушу с гуано и с продуктами рыбного промысла оценивается в $1,0 \times 10^5$ т/год и является небольшой, но не столь уж незначительной по отношению к поступлению фосфора в море с речным стоком, оцениваемому в $1,4 \times 10^7$ т/год. Крупнейшие отложения гуано имеются вдоль побережья Перу; они, как и остальные отложения фосфатов, разрабатываются человеком с целью получения удобрений, необходимых для ведения современного интенсивного сельского хозяйства. Использование фосфора как удобрения составляет сейчас свыше 7×10^6 т/год, или более чем 50% естественного стока фосфора в море. Некоторое количество этих фосфорных удобрений должно возвратиться с полей в реки и в моря; этим и другим способами человек ускоряет сток питательных фосфатов в некоторые прибрежные воды.

Рис. 6-11 содержит оценку мировых запасов и скоростей круговорота для одного из главных элементов минерального

питания — азота. Азот обилен в окружающей среде, составляя около четырех пятых газового состава атмосферы. Но это изобилие азота оказывается недоступным высшим организмам: высшие растения не способны самостоятельно потреблять и использовать атмосферный азот в своем метаболизме. Однако эта способность присуща ряду низших прокариотных организмов. Некоторые синезеленые водоросли фиксируют значительное количество азота в океанах, озерах и в почве. Бактерии-симбионты в клубеньках корней бобовых (а также видов ольхи, *Ceanothus* и ряда других родов, не являющихся бобовыми)¹ связывают атмосферный азот. Два широко распространенных рода бактерий в океанах и почве, *Nitrosomonas* и *Nitrobacter*, превращают аммоний в нитрит и нитрит в нитрат, что, как мы видели, произошло в широких масштабах на обезлесенном водосборе Хаббард-Брук. Эти бактерии превращают аммоний, образующийся из мертвого органического вещества (остатки белков и т. д.), в нитраты. Их роль, таким образом, — не фиксация атмосферного азота, а участие в круговороте азота внутри экосистем. Денитрифицирующие бактерии разрушают нитраты и выделяют молекулярный азот назад в атмосферу. Существуют и другие пути связывания азота, в частности существование других видов бактерий и действие молний в атмосфере (в результате чего образуется некоторая часть соединений азота, выпадающих с атмосферными осадками, см. табл. 6-4). Человек проявляет все большую активность в фиксации атмосферного азота, как сознательно — в промышленном производстве, так и неумышленно — применяя двигатели внутреннего сгорания, особенно широко в автомобилях. Большая часть нитратов в атмосферных осадках многих районов — продукт деятельности человека, хотя этот источник и не отражен на рис. 6-11. Время пребывания азота составляет величину порядка 3×10^8 лет для атмосферного N_2 , 2500 лет — для азота в море (принимая азот в нитратах и органических соединениях как единый запас) и обычно меньше чем год для нитритов и нитратов в почве.

Отметим некоторые наиболее интересные моменты азотного цикла и биогеохимии.

1. Существует незримая зависимость высших организмов от немногих низших. Высшие, эукариотические организмы при использовании и реализации круговорота азота существенно зависят от определенных бактерий и синезеленых водорослей, без которых функция природных сообществ замедлилась бы до значительно более низкого уровня. Из фиксируемого естественным путем атмосферного азота около 90% связывается организмами и около 10% — в результате воз-

¹ Азотфиксаторы, симбиотически связанные с видами ольхи и *Ceanothus*, относятся к актиномицетам. — Прим. ред.

действия молний. Общее количество используемых человеком азотных удобрений в сельском хозяйстве составляет около 10% количества азота, фиксируемого микроорганизмами.

2. Существуют устойчивые состояния на различных уровнях циркуляции азота, как и других биогеохимических круговоротов. При устойчивом состоянии леса скорость поступления азота с атмосферными осадками и фиксация азота организмами сбалансированы с отчуждением его в результате денитрификации и выноса с грунтовыми водами и речным стоком. Размеры совокупного поступления в океан азота, приносимого реками, атмосферными осадками и в результате его фиксации микроорганизмами, должны равняться его отчуждению при денитрификации и при отложении в донных осадках. В целом в биосфере расходы через поступление в седименты и через денитрификацию должны равняться приходу от фиксации организмами, выветривания, вулканического освобождения аммония и фиксации при воздействии молний. Неизвестно, какие изменения протекают в этой устойчивой системе, состоящей из многих взаимосвязанных устойчивых подсистем. Так, человек, наращивая внесение удобрений на сельскохозяйственные угодья и применяя другие способы, тем самым увеличивает сток питательных веществ в водоемы.

3. Знание биогеохимических циклов важно для определения содержания растворенных веществ в море, как и в почвенных водах и реках. Известно, что жизнь развивалась на протяжении большей части своей истории в море и что наземные и пресноводные организмы несут отпечаток химического состава морской воды в отношении содержания в них неорганических ионов. Кровь человека близка по составу к разбавленной морской воде, к которой были приспособлены его ранние предки. Несомненно, хотя и не столь очевидно, что химические свойства моря, почвы и воздуха в свою очередь испытывают глубокое влияние организмов.

4. Биогеохимический круговорот и биогеохимические связи суши, моря, атмосферы, почвы, пресных вод и организмов весьма сложны. Каждый элемент или вещество имеет свою собственную структуру биогеохимического круговорота, отличающегося, по крайней мере в количественных деталях, от циркуляции всех других элементов. Все эти циклы, дополняемые циклами воздуха и воды, которые являются важной составной частью механизмов круговорота веществ, дают основание говорить о том, что локальные экосистемы земного шара образуют вместе единую мировую экосистему — биосферу (или, полагая, что биосфера является собственно только живой частью, *экоферу*). Человек является частью мировой экосистемы, и ее среда — это среда человека.

Резюме

Функция экосистем включает комплекс отличительных признаков метаболизма — перенос, преобразование, использование и накопление неорганических и органических веществ. Некоторые аспекты этого метаболизма могут быть изучены при использовании радиоактивных изотопов, таких, как радиоактивный фосфор: ведутся наблюдения за их перемещениями в водной среде (аквариум, озеро). Радиоактивный фосфор очень быстро циркулирует между водой и планктоном, более медленно проникает в прибрежные растения и животных и постепенно накапливается в донных отложениях. Когда фосфорные удобрения вносятся в озеро, происходит временное повышение его продуктивности, после чего концентрация фосфатов в воде возвращается к уровню, который был до введения удобрения. Перенос питательных веществ объединяет воедино все части экосистемы, и количество питательных веществ в воде определяется не только его поступлением, но и полной функцией экосистемы в стабильном состоянии. В лесной экосистеме питательные вещества из почвы поступают в растения через микоризные грибы и корни и распределяются по различным тканям растений. Большая часть питательных веществ идет в листья и другие кратковременно живущие ткани, что обеспечивает возврат питательных веществ в почву через непродолжительное время и завершение тем самым цикла. Питательные вещества поступают также на почву и в почву в результате их смыва с листьев растений. С поверхности листьев смываются также в почву и органические вещества, и некоторые из них оказывают ингибиторное влияние на другие растения. Химическое ингибирование одних растений другими — это только одно из проявлений аллелохимического влияния, химических воздействий одних видов на другие. Наиболее широко распространенный вариант таких воздействий — использование химических соединений организмами для защиты против их врагов. В метаболизме сообществ принимают участие три обширные группы веществ: неорганические питательные вещества, пища (для гетеротрофов) и аллелохимические соединения.

Влияние сообществ распространяется на почву. Двуокись углерода и органические кислоты поступают в почву из сообщества, стимулируя процессы выветривания и выщелачивания; в почву вносятся частицы гумуса, на почву воздействуют корни растений и животные. Климат и соответствующие ему типы сообщества совместно обуславливают направление развития почв и характеристики зрелой почвы. Некоторые главные типы почв, или большие почвенные группы, могут быть связаны с климатом в известной степени парал-

тельно тем связям, какими с климатом связаны биомы. Вдоль климатического градиента к северу в лесных климатах почвы медленно изменяются по особенностям выщелачивания и типу веществ, сохраняющихся после выщелачивания вблизи поверхности почвы; количество питательных веществ и скорость их циркуляции через растительность уменьшаются к северу. Вдоль климатического градиента в умеренных широтах в направлении от лесов до пустынь содержание питательных веществ (кроме азота) в почве и тканях растений имеет тенденцию увеличиваться, однако их количество, участвующее в круговороте между почвой и растительностью, уменьшается. Взаимозависимость почвы и сообществ отражается также в том, что породы, на которых сформировались почвы, совместно с климатом определяют функцию обеспечения питательными веществами экосистем и посредством этого — признаки почв и сообществ. Воздействие сообществ на почвы выражается, в частности, в том, что сток питательных веществ в грунтовых и речных водах стабилизирован в условиях облесенного водосбора, но вынос питательных веществ в реки с водосбора увеличивается, когда лес вырублен.

Вещества переносятся между экосистемами, равным образом как и внутри локальных экосистем. Круговороты питательных веществ наземных и водных экосистем объединены переносом питательных веществ с суши в море посредством рек и из морей на сушу с атмосферными осадками, а также длительным циклом накопления осадков в океане с последующим обнажением осадочных пород после подъема их на земную поверхность. Экосистемы мира, таким образом, соединены воедино биогеохимическими циклами, структурой переноса и накопления веществ. Химические характеристики атмосферы, почвы и вод океана определяются (или в значительной степени испытывают влияние) деятельностью организмов. Биосфера как сообщество всех организмов земного шара соответствует мировой экосистеме (или экосфере) как функциональной системе, охватывающей атмосферу, почву, поверхностные воды и организмы.

Глава 7

Заключение

Эволюция сообществ

В предыдущих главах мы стремились с разных сторон раскрыть смысл концепции сообщества, сформулированной в главе 1. Остается главный вопрос: как сообщества эволюционируют? Эта глава наряду с другими позволяет обобщить некоторые наблюдения относительно того, каким был характер связи видов друг с другом в ходе эволюции сообществ и как изменялись признаки целых сообществ при эволюции.

Первое наблюдение состоит в том, что в ходе эволюции число видов в сообществах может возрасти. Разнообразие видов сообщества имеет тенденцию увеличиваться, так как в целом, за исключением некоторых устойчивых состояний, если не происходит крупных изменений во внешней среде, новых видов добавляется к сообществам больше, чем исчезает из них. Чтобы выжить, популяция вида, внедряющегося в сообщество из расположенного рядом сообщества или из другого района, должна быть адаптирована в двух направлениях; она должна обладать: 1) некоторой популяционной буферностью, или регуляцией, которая предохраняет ее от флуктуаций, приводящих к вымиранию, и 2) некоторой приспособленностью к взаимодействию с другими видами в сообществе и прежде всего отличиями от других видов по нише (главы 2 и 3). Эти адаптации не существуют раздельно друг от друга. Для определенного вида взаимодействие с другим видом может быть частью давления, ведущего к исчезновению популяции, или основанием для выживаемости популяции, или сразу и тем и другим. Но сообщество в целом эволюционирует как совокупность взаимодействующих, обладающих свойством буферности, дифференцированных по нишам видовых популяций, к которым другие виды могут добавляться во время эволюции в ниши, отличающиеся от ниш тех видов, которые уже присутствуют в сообществе.

Сообщества являются средой, в которой виды выживают и эволюционируют. Однако формулировка среды будет неполной, если мы не рассматриваем весь диапазон условий косной среды и сообществ, в которых вид встречается. Сообщества ландшафта образуют мозаику, которая соответствует мозаике условий среды, свойственной ландшафту

(глава 4). Тип или типы условий косной среды, в которых распространен вид, определяют его местообитание. Для того чтобы новый для района вид мог прижиться в ландшафте без вытеснения другого вида, он должен отличаться от видов, уже имеющих в ландшафте, или своей нишей, или местообитанием, или тем и другим. Новый вид может выжить в одном и том же местообитании или сообществе, как и другой вид, если их ниши различны. Он может выжить в нише, весьма похожей на нишу другого вида и слишком тесной, чтобы в условиях стабильного сообщества в ней могли существовать оба вида, постольку, поскольку он встречается в местообитании, отличном от местообитания другого вида. Вместо того чтобы сказать, что вид отличается от другого вида или по нише, или по местообитанию, или по обоим признакам сразу, мы можем сказать, что он отличен по *экотопу*. Под экотопом мы понимаем отношение вида ко всему диапазону условий среды, влияющих на него, включая и интенсивные, или внутриценозные, факторы, которые определяют его нишу, и экстенсивные, или межценозные, факторы, определяющие его местообитание¹. Для ясности при обсуждении взаимоотношений видов важно различать факторы ниши и факторы местообитания, но некоторые из этих факторов тесно сплетены друг с другом (так, изменение температуры с высотой над уровнем моря в горах является фактором местообитания, тогда как сезонные изменения температуры в сообществе есть фактор ниши). Популяции видов эволюционируют при адаптации к обоим типам факторов в одно и то же время, и многие адаптации (например, оптимальная температура для размножения) затрагивают и нишу и местообитание.

Градиентный анализ, при помощи которого делаются попытки понять и представить особенности ландшафта, показывает, что виды различаются по местообитаниям и положению в ландшафтных мозаиках и что ненарушенные сообщества большей частью переходят друг в друга непрерывно по градиентам среды (глава 4). Мозаика сообществ может быть охарактеризована как сложный популяционный континуум. По существу, характер мозаики сообществ есть результат особенности эволюции видов. Поскольку виды эволюционируют в направлении различий в местообитании, центры их популяций рассеяны в мозаике сообществ. Поскольку они также эволюционируют в направлении дифференциации ниш, их популяции могут в большинстве случаев широко перекрываться, формируя конусовидные распределения, которые выявлены посредством градиентного анализа. Поскольку

¹ В советской литературе под экотопом понимается косная среда биогеоценоза. — Прим. ред.

виды эволюционируют в направлении дифференциации и ниш и местообитаний, они могут формировать мозаику сообществ, в которой распределения видов разнообразны и широко перекрыты и где виды совместно формируют сложный популяционный континуум.

Этот тип эволюции предполагает существование двух противоположных тенденций. С одной стороны, виды эволюционируют в направлении приспособления к взаимоотношениям с другими видами или к зависимости от них и поэтому — в направлении участия в составе сообществ как систем взаимодействующих видов. С другой стороны, они эволюционируют в направлении различий в местообитании от других видов, что проявляется в принципе индивидуальности видов: каждый из видов распределен в соответствии со своим собственным отношением к факторам местообитания, к взаимодействию с другими видами и, следовательно, иначе, чем любой другой вид. В этом мы отмечаем парадокс эволюции видов в сообществах. Виды эволюционируют и в направлении связей с другими видами (в смысле взаимодействия с ними), и в направлении независимости от них (в смысле индивидуальности распределения). Парадокс разрешается при рассмотрении типов отношений между видами, которые преобладают в сообществах, а также типов распределения этих отношений. Мы допускаем прежде всего наличие некоторых строгих зависимостей одних видов от других, вследствие чего эти виды могут иметь одно и то же распределение. Однако большая часть видов, зависящих от других видов, таких, как хищники или симбионты, не обязательно имеют такое же распределение, какое свойственно любому виду, от которого они зависят. Конкуренция между видами имеет тенденцию формировать различия в местообитании и в распределении видов. Эволюция, таким образом, в основном направлена к ослаблению связей между видами, что разрешает оба условия парадокса: виды взаимодействуют в сообществах, но они индивидуальны в распределении.

Число видов может возрастать в мозаике сообществ ландшафта в течение периода эволюции. Добавление различающихся нишами видов в сообщество означает увеличение альфа-разнообразия, тогда как добавление видов вдоль градиентов местообитания означает увеличение бета-разнообразия. Мы могли бы предположить, что в ходе эволюции альфа- и бета-разнообразие возрастают параллельно в течение эволюционного времени. Однако есть основания разграничивать эти два аспекта разнообразия как частично независимые результаты эволюции. Как отмечено в главе 4, сообщества тропических птиц по сравнению с сообществами птиц умеренной зоны немного выше по альфа-разнообразию, но много выше по значениям бета-разнообразия. Кроме того, в

некоторых случаях эти два аспекта разнообразия эволюционировали несколько по-иному в Северном и Южном полушариях. Сообщества птиц в Чили сходны или немного выше по альфа-разнообразию, чем их аналоги в близких климатических условиях Калифорнии. Эти сходные разнообразия основаны на в общем сходной связи ниш птиц аналогичных сообществ двух районов, но соответствие ниш не является точным. В некоторых случаях имеется полное согласие (один к одному) в размере, поведении, пище и других характеристиках ниш видов Чили и Калифорнии (или между ними и аналогичными сообществами в Южной Африке). В большинстве же случаев две или три птицы, представляющие гильдию в одном районе, соответствуют нескольким птицам сравнимой гильдии в другом районе, однако близкого соответствия вида виду нет. Напротив, при сходстве альфа-разнообразия сообщества Чили оказываются ниже по бета-разнообразию, но выше по географической дифференциации, чем сообщества в Калифорнии. Различия в бета- и географическом разнообразии, вероятно, являются результатом несходства истории развития районов и их связей с другими районами континентов, из которых птицы в процессе эволюции перебрались в кустарники и близкие к ним сообщества Чили и Калифорнии.

Тем не менее, в общем, в ходе эволюции (если не происходит крупномасштабных изменений климата) ландшафт должен постепенно обогащаться видами, так как видов добавляется больше, чем исчезает; это обогащение должно отражаться и в изменении величины альфа- и бета-разнообразия. Как следствие этого, увеличивается общее число видов в ландшафте. Встречаются поразительные контрасты в видовом разнообразии растительных сообществ, сходных по физиономии и размещающихся в сходных климатах, и, возможно, это результат, по крайней мере отчасти, различной продолжительности периода времени, в течение которого виды накапливались в ландшафтах и сообществах. Калифорнийский чапарраль относительно беден видами и относительно молод (очевидно, он эволюционировал начиная с миоцена и подвергался воздействию экстенсивных колебаний климата и нарушений географического свойства). Сравнимые сообщества кустарников в Южной Африке и на юге Австралии гораздо богаче видами. Кустарниковые заросли Южно-Африканского Капланда, или финбос, в особенности богаты видами среди кустарников, произрастающих вне Северного полушария, и имеют высокое альфа- и бета-разнообразие и удивительную флористическую дифференциацию от одного участка к другому. Кустарниковые сообщества Южной Африки и юга Австралии признаны как имеющие большой возраст в том смысле, что их эволюция была непрерывна и ее не нарушали какие-либо крупные изменения климата.

Хотя виды могут добавляться к сообществам, эволюция каждого из них не связана с определенными сообществами. Большая часть видов встречается в целом спектре сообществ, в составе которых они взаимодействуют с различными комбинациями других видов. Многие виды включают генетически разные экотипы, приспособленные к произрастанию в разных местообитаниях и сообществах. В ходе эволюции число экотипов в пределах вида может возрасти или снизиться, в этом случае диапазон местообитаний и сообществ, в которых встречается вид, также изменится. В процессе эволюции виды перестраивают свои связи с другими видами. Сообщество, наблюдаемое в настоящее время, включает виды разной истории, протекавшей в разных других сообществах. Виды калифорнийского чапарраля, вероятно, развивались в нем из предков, которые встречались в нескольких типах лесной и полупустынной растительности. Эволюция сообществ не образует двух ветвей в том смысле, что целое сочетание видов в сообществе, существовавшее в один период времени, делится впоследствии на два различных сочетания видов. Так как виды изменяют свои распределения по отношению друг к другу и к сообществам, эволюция сообществ может быть уподоблена сетке (рис. 7-1).

Эта сетчатая эволюция (одновременно с существованием континуума сообществ в настоящем) наводит на важные выводы: 1. Настоящее и прошлое сообществ не упорядочиваются экологами в эволюционные древа так, как в некоторых случаях удается распределить существующие и вымершие виды. 2. Эволюция сообществ не может быть положена в основу принципов их классификации подобно тому, как она положена (насколько это возможно) в основу таксономии организмов. 3. Сообщества не отбираются как целые с их видами, или совместно выживающими или совместно вымирающими, в качестве основы эволюции сообщества. 4. Необходимо осторожность при обсуждении эволюции признаков сообществ как процесса, обособленного от эволюции их видов.

Тем не менее сообщества являются живыми системами и как таковые должны бы иметь некоторые общие с организмами признаки. Ф. Клементс и некоторые другие экологи в прошлом рассматривали сообщество как тип суперорганизма и пытались понять его, проводя аналогии между организмами и сообществами. Сообщества как живые системы должны обладать признаками, которые характеризуют его как целое, а не только его части; эти признаки включают структурную дифференциацию, рост и созревание, поток энергии и круговорот вещества, функцию устойчивого состояния и гомеостаз, адаптивную оптимизацию и организацию. Некоторые из этих признаков действительно могут быть обнаружены в

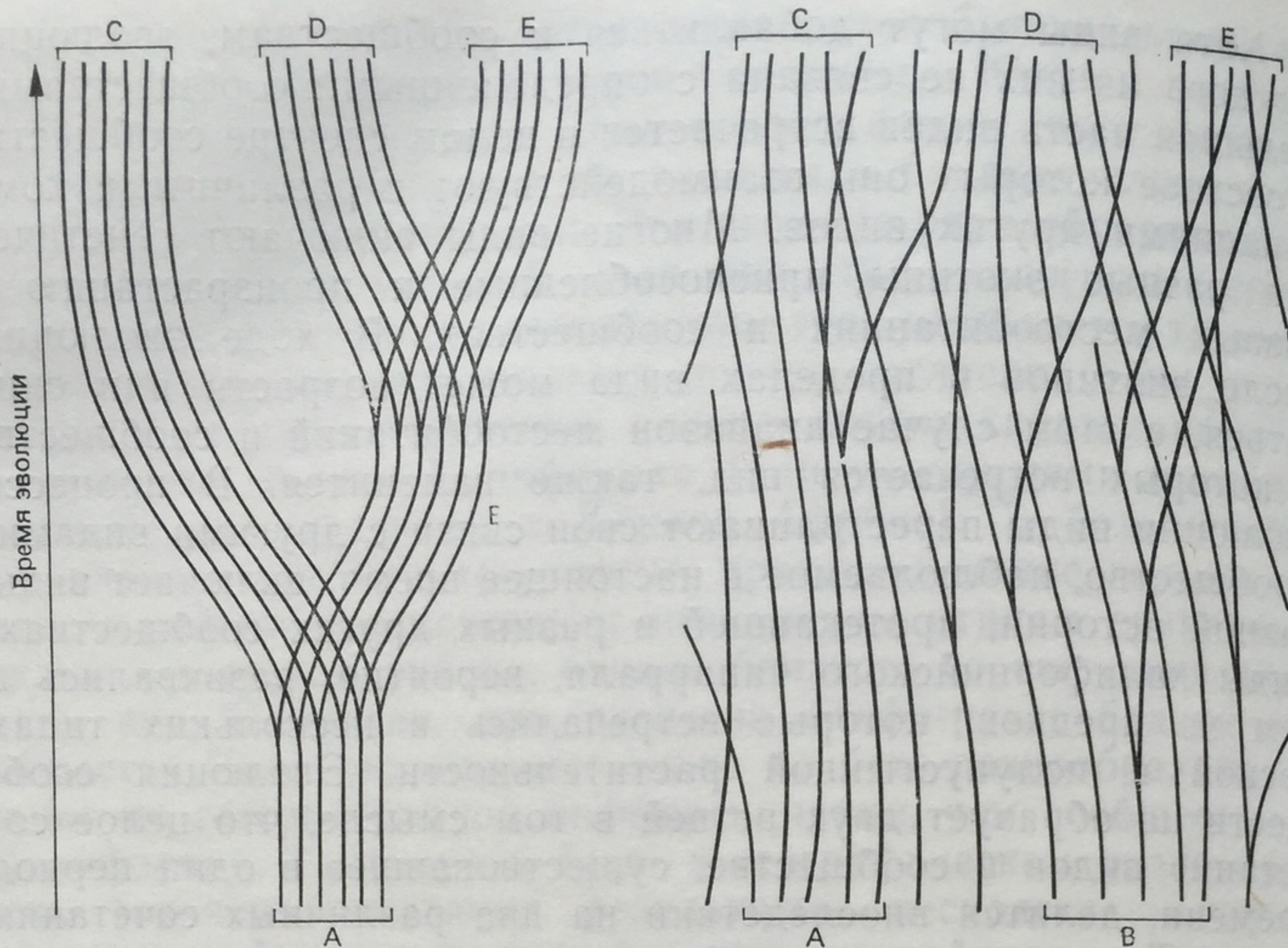


Рис. 7-1. Два направления в ассоциации видов в процессе эволюции. Каждая линия представляет один вид. *Слева.* Если эволюция сообщества происходит разветвляясь, или дивергируя, то виды этого сообщества будут в большинстве своем эволюционировать параллельно. Три сообщества (C, D и E) происходят от исходного, древнего сообщества (A). *Справа.* Реальное сообщество эволюционирует сетевидно. Древние виды с центрами их популяций распределены вдоль градиента окружающей среды; среди этих видов две группы, обозначенные через A и B, характеризуют типы сообществ. Через некоторое эволюционное время виды несколько независимо изменяют распределение по градиенту. Часть видов эволюционирует параллельно, в то время как другие разделяются на два и более вида, некоторые погибают, некоторые эволюционируют в направлении выхода из данных сообществ, а некоторые новые виды в процессе эволюции проникают в данные сообщества из других сообществ. После периода эволюции различаются три характеризующих типа сообществ (C, D и E) группы видов (число которых несколько увеличилось), расположенных в настоящее время по градиенту среды. Виды каждой из групп имеют различную эволюционную историю возникновения ассоциации с другими видами.

сообществах; сукцессия и климакс сообществ кажутся похожими на рост и зрелое состояние организмов. Но сходство не является значительным. В сукцессии виды сменяют друг друга в совершенно различных направлениях, в большой степени зависящих от случайностей распространения диаспор видов, а не в соответствии с генетически управляемым планом, подобным плану, управляющему развитием организма. Признаки климакса определяются не унаследованной схемой, а условиями окружающей среды и видами, которые в состоянии прижиться и поддерживать свои популяции в сообществе.

Можно обсуждать адаптации на уровне сообщества, но с надлежащей осторожностью. Мы использовали планктон и пустыню для иллюстрации адаптации на уровне сообщества (глава 4). Внешний вид наземных сообществ адаптирован к окружающей среде, что вызывает конвергенцию биомов на разных континентах. Эта конвергенция выражает адаптацию сообщества, но она все же не является в прямом смысле приспособительной реакцией сообщества как целого. Среда определяет потенциальную продуктивность сообщества и обуславливает наибольшую вероятность того, что определенные формы роста растений станут доминантами. Климатическое сообщество развивается как сочетание видов, способных использовать ресурсы среды и обитать совместно. Но отбор воздействует на виды, а внешний вид сообщества отражает типы видов, которые составляют сообщество и доминируют в слагающих его ярусах. В широких пределах внешний вид сообществ предопределяется климатом. Однако границы распространения соответствующих типов остаются широкими; устойчивые вечнозеленые и листопадные леса могут встречаться в одинаковых условиях влажного континентального климата, а злаковники, кустарники и редколесья — в одних и тех же условиях сухого морского климата. Некоторые сообщества Южного полушария, и особенно Австралии, отличаются по внешнему виду от своих наиболее близких эквивалентов в Северном полушарии вследствие раздельной эволюции различных доминантных видов и форм роста. Совокупность условий среды лимитирует физиономические типы растительности, которые могут развиваться в соответствующем районе. В этих пределах формирование внешнего вида сообщества является до некоторой степени лабильным — различные типы доминантных видов в равной степени могут использовать ресурсы среды и образовывать стабильные сообщества с разным внешним видом.

Лабильность признаков структуры сообщества основывается на проблеме оптимизации. Некоторые признаки сообщества могут соответствовать окружающей среде в смысле наилучшего отражения условий среды, или наилучшего компромисса различных адаптивных потребностей. Этот тип оптимальной адаптации часто наблюдается в признаках отдельных видов. Оптимальные качества сообщества могли бы быть найдены, например, среди таких признаков, как площадь листовой поверхности и содержание хлорофилла. В широких пределах эти признаки присущи сообществам определенного внешнего вида и уровня продуктивности (глава 5). Площадь листовой поверхности в $4-6 \text{ м}^2/\text{м}^2$ в листопадных лесах умеренной зоны, по-видимому, представляет оптимум — такая листовая поверхность достаточна, чтобы использовать доступный свет, но она не так велика, чтобы привести к поте-

рям в результате затенения многих листьев, которые станут расходовать на дыхание веществ больше, чем продуцировать. Эти размеры не определяются отбором на уровне сообщества. В одних случаях индекс листовой поверхности сообщества является таким же, как и индекс у популяции доминантного дерева, поскольку площади листьев у остальных видов незначительны. В других случаях индекс листовой поверхности сообщества равен сумме площадей листьев многих видов от деревьев до трав, часть из которых приспособлена функционировать при низкой интенсивности света. В целом леса влажных мест имеют проективное покрытие нижнего яруса, которое выше, чем в аналогичных лесах с сомкнутым пологом в более сухих условиях среды. Для леса с хорошо развитым нижним ярусом величина индекса листовой поверхности определяется в какой-то мере участием в сообществе видов, адаптированных к низкой интенсивности света. Многие признаки сообщества — это следствие или сумма адаптаций видов. В сообществе возможны отношения, на основе которых оно оптимизировано, но которые ускользают от нашего внимания. Однако из-за того, что признаки качества сообщества подвижны и зависят от видов, поиск признаков для сообщества в целом, которые были бы оптимальны и предсказуемы, оказался не особенно успешным.

Возможность приложения концепции гомеостаза к сообществу сдерживается сходными ограничениями. Гомеостаз — это поддержание относительного постоянства условий в системе путем контроля ее работы специальными механизмами и посредством обратных связей; для организмов это прежде всего стабилизация внутренней среды его клеток, что благоприятно для их функции. Сообщество видоизменяет среду входящих в него организмов. Наземное сообщество влияет на микроклимат и свойства почвы, а функция водного сообщества определяет содержание растворенных веществ и органического вещества в воде. В некоторых ситуациях, таких, как удерживание лесом питательных веществ, функция сообщества работает в направлении повышения продуктивности сообщества (глава 6). Эти влияния не представляют реального соответствия гомеостазу организмов, у которых развиты специфические регуляторные механизмы. Способ, которым сообщество воздействует на среду, в значительной мере является побочным следствием деятельности других компонентов экосистемы, а не есть гомеостатический механизм, который возник самостоятельно в ходе отбора.

Не ясно, происходит ли отбор признаков сообществ как таковых. Разнообразие видов увеличивается при добавлении их к сообществам, но в результате отбора более богатых видами сообществ, а не более бедных. Скорость, с которой виды добавляются, зависит от той степени влияния, с какой

на виды различных таксономических групп воздействуют различные стрессы среды. Влияние на сообщества вновь возникших стрессов, таких, например, как загрязнение среды, обычно сокращает видовое разнообразие. Такое снижение числа видов не является адаптацией сообщества как целого к стрессам, это лишь следствие элиминации из сообщества наиболее чувствительных к стрессу видов. Большое разнообразие видов предполагает более разнообразное использование ресурсов видами сообщества. Тем не менее, по-видимому, нет примеров, когда большее разнообразие видов способствует более высокой продуктивности сообщества. Также, по-видимому, не случается и того, чтобы шел отбор сообществ по их продуктивности.

Предполагалось, что отбор сообществ мог идти в направлении их стабильности; более стабильные сообщества, имея селективное преимущество перед менее стабильными сообществами, обладают тенденцией к замене их. Но виды в сообществах различны по своей реакции на флуктуации окружающей среды. Сообщество видов в целом не будет флуктуировать в направлении его исчезновения и замены его другим сообществом видов. Процессы отбора, по-видимому, идут в сторону разнообразия условий относительной стабильности и нестабильности, множественности способов переживания невзгод разными видами данного сообщества. Сообщества широко варьируют по шкале относительной стабильности доминантных видов — контрастными примерами могут служить секвойевый лес и злаковник, морской бентос и планктон. Различная относительная стабильность сообществ (или по крайней мере их доминантных видов) отражает различные адаптации к среде.

Некоторые признаки сообществ предопределяются ресурсами среды. Среди факторов, определяющих продуктивность водного сообщества, наиболее важным может быть поток питательных веществ в экосистему и через нее, а для наземного сообщества — поток воды атмосферного происхождения или из других источников через сообщество благодаря транспирации (глава 5). Поскольку эти потоки ресурсов относительно стабильны из года в год (даже если они изменяются по сезонам), общая функция сообщества, или продуктивность, находится в соответствии с потоком ресурса. В свою очередь при определенных сочетаниях продуктивности и скорости отмирания и разложения возникает устойчивая биомасса климаксового сообщества. Продукция сообщества и биомасса сообщества относительно стабильны в двух отношениях — постоянство при отсутствии нарушений и возвращение к постоянному среднему значению после нарушения. Устойчивое состояние годичной продукции может достигаться или за счет длительно живущих и относительно

стабильных популяций (секвойевый лес), или за счет кратко- временно живущих и быстро изменяющихся популяций видов (планктон). Два аспекта относительной стабильности — популяции видов и продуктивности сообщества — это самостоятельные явления, имеющие в основе разные типы регуляторных механизмов. (Потоки ресурса способствуют относительной стабильности некоторых видовых популяций, но эту роль выполняют и другие различные механизмы.) Ни тот, ни другой феномен не являются результатом отбора сообществ как целого по их стабильности.

Очевидно, закономерности эволюции сообществ можно выразить лишь небольшим числом общих принципов.

1. Видовое разнообразие увеличивается при добавлении видов, отличающихся от других по нише и местообитанию.

2. Адаптация к окружающей среде проявляется в нескольких признаках структуры и функции сообщества. Среда, видимо, создавала некоторые возможности для этих адаптаций, а они были по-разному реализованы отдельными комбинациями видов, которые эволюционировали в разных районах.

3. Сообщества развиваются в направлении формирования разных уровней устойчивости их структуры и функции, а виды — в направлении разнообразия типов функции популяции и различной степени стабильности популяции в одном и том же сообществе. Эволюция выработала некоторые комбинации видов (в климаксах), приспособленные к самоподдержанию в устойчивом сообществе.

4. Объединения одних видов с другими по преимуществу слабые и изменчивые; эволюция сообщества подобна сетке, в том смысле, что в ходе эволюции виды различным образом комбинируются и рекомбинируются в сообществах.

5. Поскольку сообщества как целые не имеют центральной контрольной системы и не наследуют для себя генетической информации, их эволюция является главным образом результатом эволюции видов, входящих в их состав.

6. У природных сообществ в процессе эволюции развился специфический тип организации.

Под организацией мы понимаем способы, с помощью которых сложная функциональная система поддерживается или более или менее гармонично изменяется в процессе роста. В тех пределах, в которых организованы виды, входящие в состав сообщества, эта организация зависит от взаимодействия многих видов, по-разному влияющих друг на друга в процессе конкуренции за ресурсы и при типах взаимовлияний, отличных от тех, при которых они эволюционировали в сообществах. Этот тип организации, возникающий в результате взаимодействия относительно слабо связанных друг с

другом к
собственн
либо дру
организм
ва — это
от орган
иные и б
организм

другом компонентов — видов, каждый из которых имеет свою собственную наследственность, — не имеет сходства с какими-либо другими биологическими системами. Аналогия между организмами и сообществами не оправдывается. Сообщества — это живые системы, которые существенно отличаются от организмов, поскольку принципы эволюции сообществ иные и более ограничены по сравнению с законами эволюции организмов.

1	Предисловие
2	Глава 1. Введение
13	Глава 2. Протисты
18	Особенности протистов
24	Рост протистов
29	Деление и репродуктивная способность
38	Характеристика
40	Симбиоз
50	Устойчивость сообществ
63	Резюме
70	Глава 3. Структура и функции систем сообществ
70	Формы роста и жизненные формы
74	Вертикальная структура
77	Горизонтальная структура
83	Пространственная зависимость
88	Информационная связь
93	Пространство и время
99	Зависимость видов
107	Взаимодействие
112	Резюме
121	Глава 4. Сообщества и условия среды
122	Распределение видов по градиентам среды
130	Закономерности пространственного размещения сообществ
139	Классификация сообществ
146	Типы биомов
162	Основные экотипы
165	Адаптация сообществ
172	Сукцессия
178	Климат
182	Резюме
191	Глава 5. Протисты
194	История протистов
194	Протисты в экосистемах
199	Протисты в экосистемах
211	Протисты в экосистемах
219	Протисты в экосистемах

Оглавление

Предисловие к русскому изданию	5
Глава 1. Введение	9
Глава 2. Популяции	13
Описание некоторых популяций	13
Рост популяции	23
Конкуренция и чрезмерная плотность	29
Хищничество	38
Симбиоз	49
Устойчивость сообщества	56
Резюме	68
Глава 3. Структура и видовой состав сообщества	70
Формы роста и жизненные формы	70
Вертикальная структура	74
Горизонтальная структура	77
Временные зависимости	83
Дифференциация ниш	88
Пространство ниши	93
Значимость видов	99
Видовое разнообразие	107
Резюме	119
Глава 4. Сообщества и условия среды	121
Распределение видов по градиентам среды	122
Закономерности пространственного размещения сообществ	130
Классификация сообществ	139
Типы биомов	148
Основные экоклина	165
Адаптации сообществ	172
Сукцессии	176
Климакс	185
Резюме	191
Глава 5. Продукция	194
Измерение продукции	194
Продуктивность суши	204
Продуктивность морей	211
Пирамиды и эффективность	219

Детрит и редуценты	225
Биосфера	231
Резюме	240

Глава 6. Круговорот питательных веществ	243
Фосфор в аквариуме и озерах	243
Питательные вещества в лесу	251
Аллелохимические воздействия	262
Образование и классификация почв	272
Почвы и питательные вещества	280
Растительность и субстрат	289
Водосборы	296
Биогеохимия и океаны	303
Резюме	313
Глава 7. Заключение	315
Эволюция сообществ	315

ИБ № 7219

Редактор Л. Б. Бабинцева

Мл. редактор Т. В. Есина

Художник А. В. Алексеев

Художественный редактор А. Д. Суима

Технический редактор И. К. Дерва

Корректоры Г. Н. Иванова, М. А. Таги-Заде

Сдано в набор 17.01.80. Подписано в печать 08.08.80. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага типографская № 1. Гарнитура латинская. Печать высокая. Условн. печ. л. 20,5. Уч.-изд. л. 21,66. Тираж 7000 экз. Зак № 534. Цена 1 р. 60 к.

Издательство „Прогресс“ Государственного комитета СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли

Москва, 119021, Зубовский бульвар, 17

Ленинградская типография № 2, головное предприятие ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского объединения „Техническая книга“ им. Евгении Соколовой Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 198052, г. Ленинград, Л-52, Измайловский проспект, 29

формат
ь высо-
№ 534.

делам

удового
книга"
м коми-
орговли.

1р.60к.



ИЗДАТЕЛЬСТВО ИСКУССТВ